Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Stratiomyden.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i/Br.

vorgelegt von

Simeon Jusbaschjanz
aus Schouscha (Transkaukasien).

Mit 3 Tafeln und 7 Figuren im Text.

Jena.
Gustav Fischer.
1910.

Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Stratiomyden.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i/Br.

vorgelegt von

Simeon Jusbaschjanz
aus Schouscha (Transkaukasien).

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit 3 Tafeln und 7 Figuren im Text.

Jena.
Gustav Fischer.
1910.

Von der Fakultät als Dissertation angenommen im Juni 1910.

Dekan:	Referent:
Herr Geheimrat Lüroth.	Herr Geheimrat Weismann.

Abdruck aus der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft
Bd. XLVI. N. F. XXXIX. Heft 2/3. 1910.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

1. Einleitung 1
   Historischer Ueberblick 2
   Bau und Lebensweise der Larve 3
2. Material und Methode 5
3. Die Thoracalscheiben 7
   Die Hypodermisanlagen 10
   Die Bein- und Flügelanlagen 12
   Ueber das Mesoderm der Extremitäten 16
4. Die Kopfscheiben 17
   Die Kopffalte (Augenanlagen) 18
   Die Antennenanlage 22
   Die Rüsselanlage 23
5. Die Metamorphose der Thorakalmuskeln 24
6. Der Schlundkopf 42
7. Zusammenfassung der wichtigsten Befunde 47

Einleitung.

Die bis jetzt vorliegenden Arbeiten über Stratiomyden beziehen sich auf Imagines und tragen hauptsächlich einen morphologisch-systematischen Charakter. Ueber die Larven und deren Entwickelung und Metamorphose sind dagegen bisher nur wenige Untersuchungen angestellt worden. Die umfassendste Arbeit über die nachembryonale Entwickelung der Stratiomyden ist wohl die aus dem Jahre 1737 stammende Abhandlung von SWAMMERDAM, die ich in seiner „Bibel der Natur" fand. Unter dem Namen „Asilus" beschreibt er ausführlich den Bau und die Lebensgeschichte des „Wurms" (der Larve) von Stratiomys chamaeleon. Zwar betrachtete SWAMMERDAM die Stratiomyslarve als „eine verdorbene Art von Geschöpfen, die mit der dunkeln Decke des Fluchs umhüllet sind"; in der Einleitung zu der sonderbaren Geschichte dieser Fliege sagt er: „Die Geschichte, die ich itzo zu beschreiben anfange, ist nach allen ihren Teilen so wunderbar, daß das Tier, welches sie betrifft, mit Recht unter die Meisterstücke der Natur gerechnet werden kann. So gar seltene und unerhörte Dinge gehen mit ihm vor." Trotz alledem verdienen SWAMMERDAMS Angaben volle Beachtung, da seine Beschreibung der inneren Anatomie der Larve und der äußeren Körperveränderungen während der Metamorphose so genau den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, daß kaum noch etwas hinzuzufügen wäre. SWAMMERDAM stellte zum erstenmal den genetischen Zusammenhang zwischen dem Wurm und der Kuhfliege oder Asilus fest und konnte gegen

die frühere Auffassung, welche behauptete, daß der Wurm zu einem Ei wird, aus dem dann „vermittelst eine Verstaltung eine Fliege hervorkomme, und das geschehe zufällig aus Fäulnis", zeigen, daß das Ei nichts anderes als die Puppe ist, welche infolge verschiedener Gestaltsveränderungen aus der Larve direkt hervorgegangen ist. Zu seiner Beschreibung gibt er schöne, mit großer Sorgfalt ausgeführte Abbildungen, von denen einige auch in neuester Zeit Verwertung fanden (LAMPERT). Ein wie vorzüglicher Beobachter dieser Mann war, geht daraus hervor, daß er schon damals wußte, daß die Extremitäten der Imago bereits in der Larve vorhanden sind und die Verpuppung erst dann geschieht, „wenn die Gliedmaßen unter dem Balge genugsam angewachsen sind".

Viel spärlicher sind die Angaben über die Stratiomyslarve in der neueren Literatur. GANIN soll sich seinerzeit mit der Entwickelung von Stratiomyden beschäftigt haben; sein Werk aber war mir leider unzugänglich, und in den HOYERschen Referaten darüber fand ich nichts von Stratiomys. Allerdings hat GANIN, wie das KARAWAIEW angibt, Stratiomys als Vergleichsobjekt zu seinen Untersuchungen, die sich hauptsächlich auf Anthomyia bezogen, studiert.

VANEY beschrieb 1900 die MALPIGHIschen Gefäße und 1902 den Schlundkopf der Stratiomyslarve und gibt dazu 2 Abbildungen. Auf die Entwickelung geht er nicht ein.

Sehr ausführlich und genau beschreibt BECKER 1910 die Mundteile der Larve, worauf wir noch zurückkommen werden. Im Anschlusse an seine Untersuchungen behandelt er auch die Frage nach der Reduktion des Kopfes bei der Stratiomyslarve.

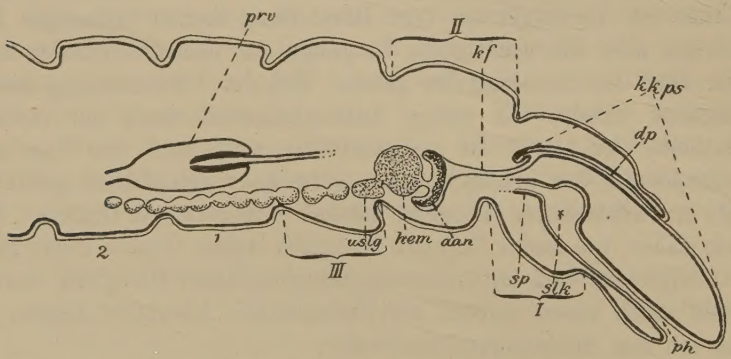
Das eben Mitgeteilte ist alles, was ich in der Literatur über die Stratiomyslarve fand, und diese geringe Zahl von Angaben muß um so auffallender erscheinen, als die Stratiomyden gerade in ihrer Entwickelung viele interessante Verhältnisse darbieten, die für das allgemeine Verständnis und die Beurteilung der Entwickelungsvorgänge der Dipteren nicht ganz ohne Bedeutung sind. Einerseits zeigen die Stratiomyden in ihrer Entwickelung einige Besonderheiten, die man bis jetzt bei anderen Dipteren nicht beobachtet hat; so kommt es bei ihnen zur Anlage besonderer Hypodermisanlagen im Thorax der Larve, die genau nach der Art der anderen Imaginalscheiben entstehen und bei der Metamorphose die imaginale Hypodermis liefern. Auch die Entstehungsweise der Thoracalscheiben weicht in vielen Punkten von dem üblichen Schema ab, indem die Bildung der Peripodalmembran resp.

des Peripodalraumes hier nicht auf eine Einsenkung der Anlage, sondern auf eine Ueberwachsung derselben von ihren Rändern zurückzuführen ist. Andererseits bietet die Metamorphose der Stratiomyden im Vergleich mit derjenigen anderer Dipteren relativ einfachere Verhältnisse, was zum richtigen Verständnis der Muskelmetamorphose sehr beiträgt und vielleicht ein neues Licht auf diese Streitfrage wirft.

Da ich den Wunsch hege, später in einer größeren Arbeit die vielen interessanten Erscheinungen der Metamorphose und Entwickelung der Stratiomyden ausführlicher zu beschreiben, was ein ungleich reicheres Material erfordern würde als das, welches mir zu den vorliegenden Untersuchungen zur Verfügung stand, möchte ich im folgenden eine Darstellung meiner bisherigen Ergebnisse über die wichtigsten Vorgänge der nachembryonalen Entwickelung der Stratiomyden geben. Bei der Untersuchung dieser Vorgänge wandte ich meine Aufmerksamkeit auch der inneren Anatomie der Larve zu und studierte eingehend den Bau und Mechanismus des Schlundkopfes, eines sehr kompliziert gebauten und in funktioneller Hinsicht höchst interessanten Organs. Ich lasse daher, um meine Befunde bezüglich dieses Organs nicht ganz zu übergehen, dem entwickelungsgeschichtlichen Hauptteil meiner Arbeit noch einen kurzen morphologischen Abschnitt folgen, in dem ich den Schlundkopf beschreibe.

Zunächst seien einige Bemerkungen über die Larve gemacht, die für das volle Verständnis des folgenden notwendig sind. Die Larve der Stratiomysfliege gehört zu den orthorhaphen Larven und ist hemicephal, das heißt, ihre Kieferkapsel ist in ihrer hinteren Hälfte in den Thorax eingezogen. Die Kieferkapsel ist dick, kegelig und zeigt seitlich in ihrem vorderen Drittel ein Paar kleine Augen und vor diesen ein Paar kleine Antennen mit je zwei kurzen Sinnespapillen. Bezüglich der Mundteile, die Becker genau untersuchte, verweise ich auf seine Beschreibungen und seine vorzüglichen Abbildungen (Fig. 18—20). Ich will hier aus seinen Befunden nur erwähnen, daß, wie er nachweisen konnte, die Stratiomyslarve keine median gelegene Mundöffnung hat, da dieselbe durch Verwachsung der „Ober-“ und „Unterlippe“ verschlossen ist. Die Nahrung wird durch seitliche, hinter der Verwachsungsstelle liegende Spalten in den Pharynx eingesaugt. Hinter der Kieferkapsel liegen die 11 Leibessegmente, die hinten, am letzten Segment, mit einem Haarkranz endigen. Lange, dünne Tastborsten findet man auf

dem ganzen Körper wie auf der Ventralseite, so auch auf dem Rücken zerstreut. Die Stratiomyslarve ist, nach Brauer, peripneustisch oder vielleicht auch amphipneustisch; die Stigmen liegen am 1., 3.—7. und letzten Segment, an welchem die beiden Längstracheen durch eine Querspalte nach außen münden. Der lange, in seinem vorderen Abschnitte zum Saugapparat modifizierte Pharynx (Textfig. 1 *ph*) führt in eine kugelige Anschwellung desselben, den man als Schlundkopf bezeichnet *(slk)*, und welcher als Kauapparat funktioniert. Dieser geht in den Oesophagus über, welcher in den im Bereiche des 1. und 2. Abdominalsegmentes liegenden Proventriculus *(prv)* führt. Wie unser schematischer Längsschnitt zeigt, findet sich im 1. Thoraxsegment eine längs-



Textfig. 1. Ein kombinierter, schematischer Längsschnitt durch eine Odontomyialarve. Ok. 2, Obj. 16. *aan* Augenanlage, *dp* Dorsalplatte, *hem* Gehirn, *ph* Pharynx, *kf* Kopffalte, *kkps* Kieferkapsel, *prv* Proventriculus, *slk* Schlundkopf, *sp* Speiseröhre, *uslg* Unterschlundganglion. *I, II, III* erstes, zweites, drittes Thoraxsegment; *1, 2* erstes und zweites Abdominalsegment.

und auf dem Querschnitt auch quergebogene Chitinplatte: die Dorsalplatte *(dp)* („Endoskelett" nach Becker). Sie ist nichts anderes als die hintere Partie der dorsalen Kopfwand, welche, da der Kopf eingezogen ist, in das 1. Segment zu liegen kommt. Hierin liegt ein wichtiger Unterschied zu den Musciden, bei denen der eingezogene Kopfteil dem vorderen Ende desselben entspricht, indem es, wie das Weismann an Embryonen von Musca beobachtet hat, sich nach innen einstülpt; auf diese Weise wird die Mundöffnung der Muscidenlarven weit nach innen verschoben, während sie bei Stratiomyden ihre ursprüngliche Lage behält. In der hinteren Hälfte des 2. Segments liegt das zweiteilige Hirn *(hem)*, dem das Unterschlundganglion *(uslg)* und 11 Bauchganglien folgen. Dicht vor dem Gehirn, mit ihm durch den Nervus opticus verbunden,

findet sich die Augenanlage *(aan)*, welche nach vorne von der „Kopffalte“ *(kf)* umhüllt wird. Bezüglich der letzteren bedarf der Beckersche schematische Längsschnitt durch eine Stratiomyslarve insofern einer Berichtigung, als die Kopffalte, welche auf seiner Fig. 29 als die direkte Fortsetzung der die Dorsalplatte bekleidenden Hypodermistasche dargestellt ist, nur mit deren ventraler Wand oder der Kopfhypodermis im Zusammenhang steht, während dahinter die Hypodermistasche der Dorsalplatte frei endet (Textfig. 1).

Die Larven leben in Pfützen und Wassergräben und ernähren sich von faulen Vegetabilien. Bekanntlich verpuppen sie sich in der letzten Larvenhaut, welche für die weiche, zarte Puppe eine gute Schutzhülle bildet, da sie sehr dick ist und eine große Menge von Kalkkonkrementen enthält (Leydig), die ihr ein festes Gefüge geben. Bei der Verpuppung zieht die Larve ihren Körper stark zusammen und umgibt sich mit einer dünnen, seidenartigen Puppenhülle. Dabei treten die Dorsalplatte und der Schlundkopf aus den sie umgebenden Hypodermistaschen heraus und bleiben an der Chitinhaut hängen. Die Puppenstadium dürfte 11—13 Tage dauern. Die Larven kann man auch zur vorzeitigen Verpuppung zwingen, indem man sie in ungünstige Verhältnisse bringt. Die Imagines unterscheiden sich in diesem Falle von den normal entwickelten nur durch ihre geringere Größe. Dieselbe Erscheinung hat übrigens Wahl für Eristalis beobachtet.

2. Material und Methode.

Das Material für meine Untersuchungen bestand aus Larven und Puppen von Odontomyia tigrina, Odontomyia viridula und Stratiomys chamaeleon. Die untenstehende Darstellung bezieht sich hauptsächlich auf Odontomyia tigrina, von der ich die meisten Entwicklungsstadien erhielt. Die Larven sammelte ich Ende September 1908 in der Nähe von Freiburg in den Hanflöchern bei Hugstetten, wo ich sie in Menge fand. Ich fixierte damals eine große Anzahl Larven verschiedenen Alters, Puppen gab es aber zu der Zeit nicht mehr. Danach suchte ich mir im nächsten Frühling und Sommer möglichst viele Puppen zu verschaffen. Zu diesem Zwecke legte ich einige Aquarien an, um die Larven darin sich weiter entwickeln und verpuppen zu lassen. Es kam dabei hauptsächlich darauf an, möglichst viele Puppenstadien von den ersten Tagen der Nymphose zu bekommen, denn bei Stratiomyden, eben-

so wie bei Musciden, gehen die wichtigsten Vorgänge der Metamorphose in den ersten 48 Stunden vor sich. Wenn ich nun anfangs hoffte, auf diesem Wege eine lückenlose Reihe von Puppenstadien zu erhalten, so habe ich doch bald erfahren müssen, daß die Tiere sich sehr schlecht für die künstliche Züchtung eignen und meistens zugrunde gehen. Ich bekam daher sehr wenig Puppenstadien und auch die im Freien gesammelten Puppen konnten die Lücken in meinem Material nicht völlig ausfüllen, da sie meistens zu den späteren Stadien gehörten.

Waren meine Untersuchungen durch den Mangel an ausgiebigem Material schon erschwert, so kamen dazu im Anfange noch technische Schwierigkeiten, die ich aber zum Teil beseitigen konnte. Wie schon erwähnt, enthält die Chitinhaut der Larve viel Kalkkonkremente und hat eine sehr derbe Beschaffenheit. Beim Schneiden kam es darauf an, den Kalk zu entfernen und das Chitin zu erweichen. Das erstere erreichte ich dadurch, daß ich die Larven in heißer Sublimatlösung nach Gilson-Petrunkewitsch fixierte, die sich auch sonst als bestes Fixierungsmittel für Stratiomydenlarven erwies. Durch die darin enthaltene Salpeter- und Essigsäure wurden die Kalkkonkremente aufgelöst. Damit die fixierende Flüssigkeit schnell und gründlich die Larve durchtränken konnte, schnitt ich vor der Fixierung den vorher mit Chloroform betäubten Larven das Ende des Abdomens ab. Zur Erweichung des Chitins wandte ich Eau de Javelle an; damit die inneren Organe dabei nicht beschädigt wurden, ließ ich die Larven nur mit ihrem vorderen Ende in die Flüssigkeit tauchen, indem ich sie an ihrem hinteren geöffneten Ende am Deckel der die Flüssigkeit enthaltenden Schale mit Paraffin befestigte. Dieses Verfahren wandte ich nur bei älteren Larven an, während die jüngeren, mit verhältnismäßig dünnerer Chitinhaut, sich ohne weitere Behandlung schneiden ließen. Auf diese Art und Weise erhielt ich manche gute Schnittserie, doch erzielte ich bessere Schnitte, indem ich späterhin dazu überging, nur noch Larven zu schneiden, die kurz vor der Häutung fixiert waren. Wenn in diesem Falle das äußere harte Chitin meistens absplitterte, so blieb doch die neu ausgeschiedene weiche Chitinhaut und damit auch die Hypodermis intakt. Das Schneiden der weichhäutigen Puppen bot keine Schwierigkeiten, da ich sie aus ihrer harten Puppenhülle (der letzten Larvenhaut), leicht entfernen konnte. — Von den in Paraffin und teilweise auch Paraffin-Celloidin eingebetteten Larven und Puppen wurden Quer- und Längsschnitte von

$7^1/_2$ und 10 μ angefertigt und mit Hämatoxylin (nach DELAFIELD) und Pikrokarmin oder Eosin gefärbt. Bei der Einbettung wandte ich beim Ueberführen der Objekte in Paraffin anstatt Xylol Cedernholzöl an, in welchem die Objekte nicht so spröde werden, wie das in Xylol der Fall ist.

3. Die Thoracalscheiben.

Wie ich oben erwähnte, war es schon SWAMMERDAM bekannt, daß die Anlagen der Flügel und Beine bereits in der Larve vorhanden sind. Im zweiten Kapitel seiner „Bibel" sagt er: „Es verwandelt sich in der Tat der Wurm oder die Raupe nicht in ein Puepgen, sondern wird durch Anwachs der Glieder zu einem Puepgen. Desgleichen . . . . eben derselbe Wurm und eben dieselbe Raupe, die durch Abstreifen der Haut die Gestalt eines Puepgens angezogen hatte, wird aus demselben zu einem geflügelten Tiere", und „daher kommt es auch, daß man an einem Goldpuepgen alle Gliedmaßen und Teile des zukünftigen Tierchens so klar und deutlich erkennen und unterscheiden kann als an dem Tierchen selbst. Ja . . . . man kann diese Schickung der Gliedmaßen schon in dem Wurm selbst wahrnehmen, und durch ein geschicktes Abstreifen seiner Haut zum Vorschein bringen." War also dem alten SWAMMERDAM vor fast 200 Jahren schon die Bedeutung dieser Anlagen bekannt, so muß es gegenüber dieser Tatsache um so mehr auffallend erscheinen, daß spätere Forscher bezüglich ihrer Bedeutung vollkommen im Dunkeln blieben: DUFOUR beschrieb sie 1841 bei Musciden als „Corps ganglionoides", LEUCKART 1858 bei Melophagus als „kugelige oder nierenförmige Zellkörper", SCHEIBER 1860 bei Oestriden „Tracheenganglien". Andere Forscher, wie LYONETT und AGASSIZ (1857), bestätigten zwar SWAMMERDAMS Beobachtungen, indem sie die Flügelanlagen als solche bei einer Raupe erkannten, brachten aber über ihre Entstehung und Ausbildung nichts Neues.

WEISMANN ist der erste gewesen, der die Anlagen der Gliedmaßen einem gründlichen Studium unterzog und ihre Bedeutung vollständig erkannte. Er fand sie von neuem zuerst bei Tipuliden und dann auch bei Musciden auf, und nannte sie „Imaginalscheiben". Die Resultate seiner Untersuchungen legte er in zwei 1864 und 1866 erschienenen Arbeiten über Corethra und Musca nieder, die dann die Grundlage für alle späteren Untersuchungen anderer Forscher bildeten. Unter dem Namen Imaginalscheiben faßte er „jene in der Larve schon vorhandenen Teile" zusammen, „aus

welchen später Brust und Kopf der Fliege samt den ihnen zugehörigen Anhängen, den Beinen, Flügeln, Schwingern und Stigmenzapfen einerseits, dem Rüssel, den Antennen und Augen andererseits sich bilden. Er stellte bei Dipteren zwei Typen der Extremitätenentwicklung auf, die in ihren Extremen durch Corethra und Musca repräsentiert werden. Bei der letzteren liegen die Imaginalscheiben tief im Körperinnern und sind „scheibenförmige, von strukturloser Membran umschlossene Zellanhäufungen, welche teils in den Verlauf eines Nervenstammes eingeschaltet sind und dann als Wucherungen des Neurilemms betrachtet werden müssen, teils größeren Tracheen ansitzen und Auswüchse der Peritonealhaut derselben darstellen". Bei Corethra dagegen „handelt es sich von Anfang an um eine einfache Ausstülpung der Hypodermis, die allmählich zum Anhang auswächst, zugleich eine spiralige Lagerung annimmt, und, indem sie die Hypodermis zu einer grubenförmigen Einstülpung zurückdrängt, von dem Umschlagsrand derselben scharf wie von einer Hüllmembran umgeben wird". Daß die Thoracalscheiben der Musciden auch von der Hypodermis ihren Ursprung nehmen, war natürlich mit den damaligen technischen Mitteln nicht festzustellen, da es sich hier um äußerst feine und komplizierte Verhältnisse handelte, deren Klarlegung später durch die Anwendung der modernen Schnitt- und Färbemethoden möglich wurde.

1889 zeigte VAN REES auf Grund der Untersuchungen an Serienschnitten, daß bei Musca die Imaginalscheiben der Beine und der Flügel durch einen Stiel mit der Hypodermis verbunden sind. In diesen Stielen konnte er ein feines Lumen nachweisen, durch welches der blasige Anteil der Imaginalanlagen nach außen mündet. Danach sprach er die Vermutung aus, daß wenigstens die vorderen Beinpaaranlagen, die der Hypodermis sehr nahe liegen, samt ihren Verbindungsstielen ektodermale Bildungen sind und der Stiel wäre dann nichts anderes als der stark verlängerte Halsteil einer ins Innere des Körpers eingestülpten Hauttasche. Den inneren Raum dieser Tasche nannte er „peripodalen Raum", die ihn nach außen begrenzende Scheibe „peripodale Membran". Bezüglich der anderen Imaginalscheiben nahm er dagegen an, daß sie aus dem trachealen Epithel entstehen. Dazu veranlaßte ihn hauptsächlich die tiefe Lage dieser Anlagen und der Umstand, daß er den Stiel der Schwingerscheibe bis an die Hypodermis nicht verfolgen konnte und ihn an der Matrix einer Trachee scheinbar enden sah. Daß er aber selber von der Richtigkeit dieser letzten Annahme nicht

ganz überzeugt war, zeigen seine folgenden Worte: „Es schien mir, daß es bei den jetzigen Erfordernissen nur in einem Falle möglich sein würde, zu einer befriedigenden Lösung zu gelangen, wenn man es wahrscheinlich machen könnte, daß die Imaginalscheiben nicht nur aus dem ektodermalen Gewebe sich entwickelten, sondern in letzter Instanz vom Ektoderm“ (d. h. von der Hypodermis) „selbst herzuleiten sind, wenn auch anpassungshalber auf bedeutendem Umwege“. Diese Vermutung bestätigte sich im vollen Umfange durch die Untersuchungen späterer Forscher, hauptsächlich durch die von Wahl, der sich mit der Entwicklung der Imaginalscheiben bei Syrphiden beschäftigte. In einer 1899 erschienenen Arbeit über Eristalis tenax zeigte er, daß die Thoracalscheiben derselben auch hier tief in die Leibeshöhle eingesenkt sind und mit der Hypodermis durch Stiele in Zusammenhang stehen, mit Ausnahme der oberen Prothoracalscheiben, die sich unmittelbar unter der Hypodermis befinden und direkt nach außen münden. Die Verbindung der Imaginalscheiben mit den Tracheen ist nicht anders aufzufassen als das sonstige Verhältnis der Tracheen zu irgendeinem anderen Organ, in welches Tracheenkapillaren eindringen. In einer anderen, kurz darauf erschienenen Arbeit (1901) gelang es ihm, die Anlagen der Thoracalscheiben auch in ihren ersten Entwicklungsstadien zu studieren. Er fand in den jüngsten Larven von Eristalis die Anlagen der Extremitäten als kleine einschichtige Verdickungen der Hypodermis von etwa halbkugeliger Gestalt mit peripher gelagerten Kernen. Indem diese einschichtige Hypodermisverdickung in die Tiefe einsinkt, entsteht ein einschichtiges Säckchen. Erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung bildet sich im Grunde dieses Säckchens eine Verdickung, welche die eigentliche Anlage des Körperanhanges darstellt.

Durch diese und ähnliche Untersuchungen an Vertretern anderer Insektengruppen wurde die Einheitlichkeit des Ursprungsorts der thoracalen Imaginalscheiben, die Bildung von der Hypodermis aus nachgewiesen. Im Zusammenhange damit nahm man an, daß auch die Entstehungsweise der Anlagen überall die gleiche sei und im wesentlichen mit dem von Weismann für Corethra beschriebenen Entwicklungsmodus identisch sei.

Dem gegenüber konnte ich mich im Verlaufe meiner Studien an Dipterenlarven allmählich überzeugen, daß, wenn auch dieser Entwicklungsmodus für die meisten Dipteren gilt, so doch nicht bei allen Vertretern dieser Insektenordnung vorkommt. Im Gegen-

teil: bei dem Vergleich der Extremitätenanlagen der Stratiomyden mit denen der anderen Dipteren stellte es sich heraus, daß die Bildung der thoracalen Imaginalscheiben der Stratiomyden von dem üblichen Schema ziemlich abweicht, indem die Entstehung des Peripodalraumes hier, wie in der Einleitung schon bemerkt, nicht auf Einsenkung, sondern auf einen Ueberwachsungsprozeß zurückzuführen ist.

Die thoracalen Imaginalscheiben von Odontomyia gleichen in ihrer Lagerung denjenigen von Corethra, d. h. sie befinden sich unmittelbar unter der Hypodermis und ihr Peripodalraum mündet direkt nach außen. Während aber bei Corethra die Thoracalscheiben in der Zahl von 6 Paar vorhanden sind, finden wir bei Odontomyia deren sieben, die auch auf die einzelnen Thoracalsegmente anders verteilt sind. Bei Corethra weist jedes Brustsegment 2 Paar Anlagen auf, ein ventrales und ein dorsales. Die ventralen werden zu den Beinpaaren, von den dorsalen wandelt sich das des Metathorax in die Schwinger, das des Mesothorax in die Flügel, während aus der entsprechenden Anlage des Prothorax die Stigmenhörner der Puppe hervorgehen. Die letzteren fehlen bei Stratiomyden und dementsprechend finden wir im Prothorax der Larve nur das ventrale Anlagenpaar. Der Meso- und Metathorax dagegen besitzen je 3 Paar Imaginalscheiben (Textfig. 6): ein ventrales, ein laterales und ein dorsales. Aus den letzteren gehen aber nicht wie bei Corethra die Flügel hervor, sondern sie dienen zur Bildung der dorsalen Hypodermis; die Flügel, resp. die Schwinger werden dagegen aus den lateralen Scheiben gebildet. Die geringe Zahl der Anlagen im Prothorax hängt damit zusammen, daß dieses Segment bei der Imago einen sehr kleinen Umfang hat und vollständig vom Mesothorax überdeckt wird.

Um nun das Prinzip der Entwickelung der Thoracalscheiben klar zu machen, betrachten wir zuerst verschiedene Stadien einer Hypodermisanlage, an welcher die Verhältnisse am deutlichsten hervortreten. In den jüngsten Larven stellen sie lange, schmale Scheiben mit zuerst einer, dann mehreren Reihen von Kernen dar. Die Fig. 1 zeigt uns die Ansicht einer solchen jungen Anlage *(imgs)*, welche schon in diesem Stadium, wie das aus der Lage ihrer Kerne hervorgeht, aus mehreren Schichten zu bestehen scheint. Ihre periphere Partie ist hier von einer dünnen Schicht unveränderter Hypodermis überlagert, da der Schnitt die Anlage am Rande getroffen hat. Zellgrenzen treten wie in diesem so auch in folgenden Entwickelungsstadien nicht deutlich

auf. Ein etwas älteres Stadium derselben Anlage zeigt uns die Fig. 2. Die Anlage hat hier in ihrem Umfange bedeutend zugenommen; ihre Kerne haben sich vermehrt und liegen im Basalteile der Imaginalscheibe angehäuft, während der periphere Teil derselben vollständig kernlos ist. Aus der basalen Lage der Kerne, welche auch in späteren Stadien beibehalten bleibt, folgt, daß das Wachstum der Anlage hauptsächlich auf ihren Basalteil beschränkt ist. Dieser Umstand hat aber zur Folge, daß beim fortschreitenden Wachstum die imaginale Zellmasse, da hier keine Einsenkung unter das Niveau der Hypodermis stattfindet, sich allmählich in der in unserer Figur durch Pfeile bezeichneten Richtung, längs der Basalmembran ausbreitet. Dabei drängt sie die seitlichen Hypodermiszellen *(hypk)* gegen die Körperoberfläche, wodurch an derselben eine leichte Vorwölbung entsteht. Das nächste Stadium, welches ich untersuchte, ist in Fig. 3 dargestellt. Wir sehen, daß die Anlage im Vergleich mit dem eben beschriebenen Stadium in ihrer Entwickelung weit fortgeschritten ist, indem sie außer der starken Vermehrung ihrer Zellen auf ihrer Außenseite noch eine breite Einsenkung zeigt *(prdr)*, die den Peripodalraum darstellt. Da nun die Unterseite der Anlage sich auf dem gleichen Niveau wie die der Hypodermis befindet, also eine Einsenkung der Anlage unter die Hypodermis nicht stattgefunden hat, so fragt es sich, wie der Peripodalraum entstanden ist. Diese Frage läßt sich leicht beantworten, wenn wir uns vorstellen, daß die imaginale Zellmasse, nachdem sie sich eine Zeitlang längs der Basalmembran ausgebreitet hat, in einem gewissen Stadium, infolge der räumlichen oder irgendwelcher anderen Verhältnisse sich mit ihren Rändern nach außen umgebogen, und auf diese Weise einen Umschlagsrand über die Anlage gebildet hat. Da beim Aufwärtswachsen der Ränder der Imaginalscheibe die anliegende Hypodermis mitgezogen wird, so findet man, daß der Umschlagsrand aus 2 Schichten besteht: einer äußeren hypodermalen und einer unteren imaginalen, welche die eigentliche Peripodalmembran darstellt; die obere Schicht unterscheidet sich von der unteren durch ihre großen Kerne *(hypk)* und dunklere Färbung.

In dieser Art können wir uns die Bildung des Peripodalraumes erklären und wir sehen zugleich, daß seine Entstehungsweise hier im wesentlichen anders verläuft als bei Eristalis oder Corethra. Es wäre vielleicht nicht unzweckmäßig, den Peripodalraum der Stratiomyden, da bei ihnen zuerst die eigentliche mehrschichtige Anlage und dann erst nachträglich der Peripodalraum

zur Bildung kommt, als „sekundären“ zu bezeichnen, im Gegensatze zu dem primären Peripodalraum der eben erwähnten Dipteren, bei denen, wie wir das aus dem Beispiele von Eristalis gesehen haben, zuerst ein Peripodalraum eingesenkt wird, aus dessen Grunde dann die eigentliche Anlage hervorgeht.

Man soll nun nicht denken, daß das weitere Wachstum der Anlage nur in der von dem Umschlagsrand der Anlage eingeschlagenen Richtung vor sich geht, sondern es findet ganz gleichmäßig in allen Teilen der Anlage statt. Da die Hypodermisanlagen keinen äußeren Körperanhang bilden und nur zum Ersatz der larvalen Hypodermis dienen, so entsteht an ihnen keine Ausstülpung des Basalteiles nach außen, wie das bei den Bein- und Flügelanlagen der Fall ist. Ihr Peripodalraum schwindet bei der Metamorphose, indem die ihn bildende Peripodalmembran allmählich ausgeglichen wird.

Das ist das Entwickelungsprinzip dieser Anlagen, welches auch der Entwickelung aller anderen Thoracalscheiben zugrunde liegt; die Verhältnisse treten jedoch an den kurzen gedrungenen Bein- und Flügelanlagen nicht so deutlich zutage wie an den langen und schmalen Hypodermisanlagen. Nachdem wir uns dieses Prinzip klar gemacht haben, können wir zur Betrachtung der anderen Thoracalscheiben übergehen.

Die jüngsten Beinanlagen, welche ich untersuchte, stellen kleine Wucherungen der Hypodermis dar und fallen gleich durch ihre hellere Färbung auf. Sie haben eine kegelstumpfförmige Gestalt (Fig. 4, Taf. 1) und liegen mit ihrer breiteren Basalfläche der Basalmembram der Hypodermis an. Ihre basalliegenden Kerne haben eine kugelige bis länglich-ovale Form und erscheinen in diesem Stadium noch nicht bedeutend verschieden von jenen der Hypodermiszellen. Die Lage der Beinanlage ist gekennzeichnet durch große Tracheenendzellen *(trnz)*, die an dieser Stelle der Hypodermis dicht anliegen, vor allem aber durch die Tastborsten, die in Zwei- oder Dreizahl über den Anlagen stehen.

Die Tastborsten findet man fast in allen Körpersegmenten, hauptsächlich aber auf deren ventralen Flächen. Sie werden von großen, besonders umgestalteten Hypodermiszellen — Borstenmatrixzellen — abgeschieden, die zwei- oder dreikernig erscheinen. In ihrer äußeren Erscheinung zeigen sie große Aehnlichkeit mit den mehrkernigen Giftdrüsen von Gastropacharaupen; ob sie aber außer der Funktion der Borstenbildung, die sie unzweifelhaft besitzen, auch als giftsezernierende Drüsen funktionieren, muß einer

näheren Untersuchung vorbehalten bleiben. Da man dem Bau dieser Borsten bis jetzt wenig Beachtung geschenkt hat, so wird es vielleicht nicht überflüssig sein, auf denselben etwas näher einzugehen. Den Bau und die Gestalt der Borsten kann man am besten an solchen Borstengruppen studieren, welche von den Imaginalscheiben weit entfernt liegen und in keiner näheren Beziehung mit ihnen stehen. In Fig. 5a u. 5b (Taf. 1) habe ich zwei aufeinanderfolgende Frontalschnitte durch eine im Bereiche der ventralen Hypodermis liegende Borstengruppe abgebildet. Das Chitin und die mit ihm gelenkig verbundenen Borsten, welches bei der betreffenden Larve durch die Fixierung von der Hypodermis weit abgehoben war, habe ich hier, des Platzes wegen, nicht mitgezeichnet; dagegen sieht man hier sehr schön die Borstenmatrixzellen und die mit ihr in engster Beziehung stehende Sinneszellgruppe. Die Borstenmatrixzelle (Fig. 5a, Taf. 1) hat eine langgestreckte, kolbenförmige Gestalt und steckt mit ihrem Halsteil in der Hypodermis, während ihr Basalteil knopfartig über die innere Fläche der Hypodermis hinausragt. Im Basalteile tritt außer den zwei großen Matrixzellkernen *(mzk)* noch ein kleiner hellgefärbter Kern auf *(szk)*. Dieser gehört dem vielzelligen Ganglion oder der Sinneszellgruppe an, welche im nächstfolgenden Schnitte (Fig. 5b, Taf. 1) zum Vorschein kommt. Die Sinneszellgruppe mit dem dazu gehörigen Nerv *(n)*, der sich von einem stärkeren Nervenast *(n^1)* abzweigt, liegt der Matrixzelle dicht an und übermittelt die Uebertragung der äußeren Reize auf das Zentralorgan. Zellgrenzen zwischen ihren einzelnen Elementen als auch zwischen ihr und der Matrixzelle konnte ich nicht nachweisen. Die Borsten werden bei der Häutung mit dem übrigen Chitin abgeworfen und ihre Neubildung geht, wie das Weismann seinerzeit bei Corethra ganz richtig vermutet hat, von einem weichen Achsenteil aus, an dessen Oberfläche Chitin abgelagert wird. Der Achsenteil geht aber nicht von einer indifferenten Hypodermiszelle, sondern von der eben beschriebenen großen mehrkernigen Zelle aus.

Da, wo man die Tastborste in der Nähe von den ventralen Imaginalscheiben findet, liegen sie immer medial von der letzteren. Die Fig. 6 (Taf. 1) stellt uns einen Querschnitt durch die linke mesothoracale Beinanlage *(imgs)* dar, welcher gegen die Körperoberfläche, da der Schnitt am Rande der Anlage getroffen ist, von einer dünnen, dunkler gefärbten Hypodermisschicht überdeckt ist. Rechts von der kleinen Beinanlage, die 4 große, über-

einander gelagerte Kerne enthält, liegt eine große Borstenmatrixzelle mit stark verlängertem, an ihrem äußersten Ende zweiteiligen Halsteil. Dieser dringt in das Chitin und wird von einer stark verdickten, ebenfalls zweiteiligen Chitinpartie *(brsb)* eingefaßt, auf der die Borsten aufsitzen. Von der letzteren ist in unserer Figur nur der Basalteil der rechten Borste *(bor)* zu sehen, deren weiterer Verlauf sowie die Umrisse der anderen Borsten hier punktiert angegeben ist. Am Basalteil der Matrixzelle sehen wir außer dem großen Matrixzellkern *(mzk)* noch einige kleine heller gefärbte Kerne, die wohl der Sinneszellgruppe angehören.

Fast die gleichen Verhältnisse treffen wir bei allen anderen Bein- und Flügel- resp. Schwingerscheiben. Die beiden letzteren entstehen median von den seitlichen Tastborsten und erscheinen etwas größer als die Beinscheiben. Was die dorsalen, meta- und mesothoracalen Anlagen betrifft, so haben wir sie schon oben besprochen. Die in Fig. 1 (Taf. 1) abgebildete Hypodermisanlage ist derselben Serie entnommen wie die Fig. 6 (Taf. 1). Bezüglich des feineren Verhaltens der Nerven und Tracheen zu den Imaginalscheiben verweise ich auf die Arbeit von Wahl, welcher dieselben bei der Eristalislarve eingehend untersucht hat.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung differenzieren sich die Imaginalscheiben immer mehr von der Hypodermis. Unter Vermehrung ihrer Zellen wachsen sie weiter, und die zuerst etwa kegelstumpfförmigen Imaginalscheiben nehmen allmählich infolge des basalen Wachstums eine brotlaibförmige Gestalt an. Zugleich setzt die Bildung des Peripodalraumes ein, der mit jeder Häutung, entsprechend der Dehnung der Anlage, immer größer wird. Ein Bild von einer Imaginalscheibe mit schon ausgebildetem Peripodalraum zeigt uns der in Fig. 7 (Taf. 1) abgebildete Querschnitt durch die rechte, mesothoracale Beinanlage, sowie auch Fig. 8 (Taf. 1), welche die rechte Schwingeranlage darstellt. Die letztere gleicht in diesem Stadium noch vollständig der Flügelscheibe. Die beiden Schnitte stammen von einer Larve, welche kurz vor der Häutung fixiert wurde: unter der äußeren Chitinhaut (Fig. 8 *ach*, Taf. 1), welche sich von der Hypodermis abgehoben hat, sieht man eine dünne Schicht von frisch ausgeschiedenem Chitin *(nch)*. Die imaginale Zellmasse ist hier schon auf den ersten Blick durch ihre zahlreichen kleinen Kerne, welche auch heller gefärbt sind als diejenigen der seitlich und über ihnen liegenden Hypodermiszellen *(hypk)*, zu erkennen. Von Zellgrenzen sowohl zwischen einzelnen Zellen als auch zwischen diesen und der in Fig. 7 (Taf. 1) links

von der Anlage liegenden Matrixzelle, deren Kern *(mzk)* sehr deutlich hervortritt, sieht man wenig. Die Borste ist in diesem Schnitt nicht getroffen, wohl aber der Plasmafortsatz, dem sie aufsitzt *(brsb)*. Durch Vergleich der beiden Figuren erkennt man, daß der Peripodalraum der Schwinger- resp. Flügelanlage viel breiter und tiefer ist als jener der Beinanlage. Das hängt wohl damit zusammen, daß die ersteren den ventralen in der Entwickelung voranschreiten. Die entsprechende Hypodermisanlage, die wir oben in Fig. 2 schon kennen gelernt haben, zeigt zu dieser Zeit noch keinen Peripodalraum. Der weitere Verlauf der Entwickelung ist schon zur Genüge aus den Untersuchungen anderer Forscher bekannt und deshalb werde ich mich darin kurz fassen. Nachdem die Imaginalscheibe genügend gewachsen ist, stülpt sich ein Teil derselben gegen den Peripodalraum vor und bildet die innere Extremitätenhöhle, in der Muskeln, Tracheen und Nerven zur Entwickelung und weiteren Ausbildung kommen. Wie die Figg. 9 und 10 zeigen, bleiben bei Odontomyia die ursprünglichen, durch Ueberwachsung entstandenen Verhältnisse noch ziemlich lange erhalten, d. h. auch in späteren Stadien liegt die untere Fläche der Imaginalscheibe auf dem gleichen Niveau wie diejenige der Hypodermis. Die beiden Schnitte stammen von einer Larve, welche im Vergleich mit der oben besprochenen viel weiter in der Entwickelung fortgeschritten ist. Die Fig. 9 (Taf. 1) stellt einen Querschnitt durch die linke mesothoracale Beinanlage dar und zeigt auf ihrer inneren Seite eine von Mesodermzellen dicht ausgefüllte Ausstülpung. Die zwei großen Kerne der Matrixzelle *(mck)* finden sich auch hier auf der medialen Ecke der Anlage und liegen unmittelbar unter der Basalmembran. Ihr Plasma ist in diesem Schnitte durch seine etwas hellere Färbung von dem der Anlage deutlich zu unterscheiden und läuft gegen die Körperoberfläche in einen langen, in seiner Mitte umgebogenen Halsteil aus. Auf die Mesodermzellen sowie auf den kurzen Fortsatz, welcher der unteren linken Seite der Anlage ansitzt, kommen wir noch zu sprechen. Die in Fig. 10 (Taf. 2) abgebildete Flügelanlage erscheint bereits etwas ins Körperinnere eingesenkt. Dieses hängt wohl mit der lateralen Lage der Anlage zusammen, in der sie, im Vergleich mit den Beinanlagen, viel weniger Platz für ihre Entfaltung besitzt. Deshalb findet man auch, daß, während bei den langen, flach ausgebreiteten Beinanlagen der Peripodalraum sehr oberflächlich liegt, er bei den kurzen, seitlich zusammengepreßten Flügelanlagen tiefer erscheint. Beim weiteren Wachstum

kommen auch die Beinscheiben teilweise in die Leibeshöhle zu liegen; dieses Einsinken der Anlagen ist natürlich eine sekundäre Erscheinung und kann bei der Deutung der Entstehung des Peripodalraumes nicht in Betracht gezogen werden.

Ueber das Mesoderm der Extremitäten.

Wir müssen jetzt noch kurz die Frage nach der Entstehung jener mesodermalen Zellen berühren, die sich in den Extremitätenhöhlen ausgewachsener Larven finden und die Muskeln der Extremitäten liefern. Bezüglich ihrer Entstehung gibt es bekanntlich zwei Ansichten: die eine, von Ganin vertreten, leitet die Mesodermzellen vom Ektoderm der Imaginalscheiben ab, indem sie die Zellen, welche die Anlage bilden, sich in eine obere hypodermale und in eine untere mesodermale Schicht spalten läßt. Dieser Ansicht schließen sich Viallanes, van Rees und von den neueren Autoren Vaney an. Der letztere gibt in Taf. I Fig. 7 seiner Dipterenarbeit einen Querschnitt durch die Flügelanlage einer Gastrophiluslarve, welcher die Abspaltung der Mesodermzellen aus dem Ektoderm zeigen soll. An einer Stelle seiner Abbildung sieht man eine kleine Wucherung des Ektoderms, deren Zellen vielleicht als Uebergangszellen zwischen dem Ektoderm und freien Mesodermzellen aufgefaßt werden können. Die andere Ansicht, von Kowalewsky vertreten, nimmt an, daß der mesodermale Anteil der Imaginalscheiben auf sogenannte „Wanderzellen", die sich als freie embryonale Mesodermzellen in der Leibesflüssigkeit finden, zurückzuführen ist. Dieser Ansicht schließt sich auch Karawaiew an. Nach meinen eignen Befunden kann ich mich weder für die erste noch für die zweite Ansicht direkt entscheiden. Zwar scheint mir die letzte Annahme nicht unwahrscheinlich zu sein, weil die Zellen in den Extremitätenhöhlen, wie das aus der Fig. 9 zu ersehen ist, in ihrem Aussehen doch ziemlich verschieden von den Zellen der Imaginalscheibe sind; dagegen weisen sie eine große Aehnlichkeit mit den freien Mesodermzellen (*mesz*$_1$), die in unserer Figur in der Nähe der Anlage, an deren unterer Seite zu sehen sind, auf. Auch an der Basis der Flügelanlage (Fig. 10) findet sich eine kleine Gruppe von freien Mesodermzellen. Man kann nun annehmen, daß, indem diese noch indifferenten, in der Leibeshöhle frei umherwandernden Mesodermzellen in die Extremitätenhöhlen eindringen, sie sich an die Imaginalscheiben anheften, sich vermehren und den mesodermalen

Anteil der Anlage liefern. So plausibel auch diese Ansicht erscheint, so muß doch andererseits bemerkt werden, daß auch die andere Ansicht sehr vieles für sich hat. So habe ich in einigen Präparaten beobachtet, daß, wenn auch die mesodermalen und ektodermalen Anteile der Anlage sich voneinander unterscheiden ließen, doch keine feste Grenze durch eine Basalmembran zwischen ihnen gegeben war, so daß die Bilder teilweise den von Vaney in seiner Fig. 7 dargestellten ähnlich waren. Eine Entscheidung dieser Frage möchte ich daher nicht geben; sie läßt sich nur auf zahlreiche Beobachtungen über das erste Auftreten mesodermaler Elemente im Lumen der Anlage gründen, die mir nicht in hinreichender Menge zur Verfügung stehen.

4. Kopfscheiben.

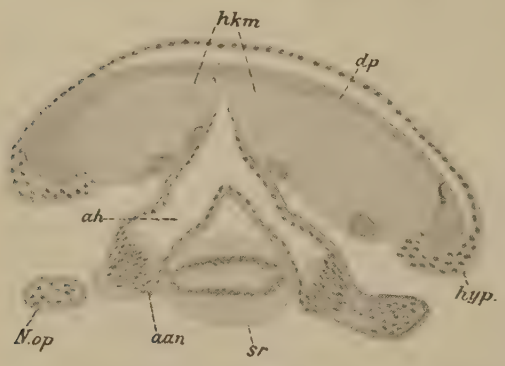
Bei der Entwicklung des Kopfes der Stratiomyden kommt es, wie bei Musciden und Syrphiden, zur Anlage einer sogenannten Kopffalte, einer taschenförmigen Einstülpung der Kopfhypodermis, aus der die verschiedenen Bestandteile des Imagokopfes ihren Ursprung nehmen und in der sie zur Weiterentwickelung kommen. Die Kopffalte der Stratiomyden ist aber im Vergleich mit der der Musciden und Syrphiden viel schwächer entwickelt, denn während bei Musciden aus derselben die Augen-, Rüssel-, Stirn- und Antennenanlagen, bei Syrphiden die Antennen- und Augenscheiben hervorgehen, kommen in der Kopffalte der Stratiomyden nur die Augenanlagen und die sie begrenzende Hypodermis zur Entwickelung; dagegen werden die Imaginalscheiben des Rüssels und der Antennen aus besonderen, außerhalb der Kopffalte liegenden Anlagen gebildet.

Die Kopffalte der Musciden („Hirnanhänge“ nach Weismann) und der Syrphiden („Frontalsack“ nach Wahl) münden in den sogenannten Schlundkopf, welcher, wie schon erwähnt, durch den vorderen, nach innen eingestülpten Teil des Kopfes gebildet wird. Ueber den morphologischen Wert der Kopffalte herrscht noch große Unklarheit in der Literatur; man nimmt aber allgemein an, daß der Frontalsack oder die Hirnanhänge als Divertikel des Schlundkopfes aufzufassen sind, daß sie also Teile der eingezogenen Kopfhypodermis darstellen.

Demgegenüber finden wir bei Stratiomyden, daß die Kopffalte mit der die Dorsalplatte umgebenden Hypodermistasche zusammenhängt (Textfig. 1 *kf*) und aus deren ventralen Wand ihren

Ursprung nimmt. Dieser Umstand kann uns aber nicht wundernehmen, wenn wir uns daran erinnern, daß, wie in der Einleitung schon auseinandergesetzt, die Dorsalplatte, resp. die sie ventral bekleidende Hypodermis, die direkte Fortsetzung des Kopfchitins resp. der Kopfhypodermis darstellt, welche infolge der Einziehung des Kopfes in das 1. Segment zu liegen kommt. Die Kopffalte der Stratiomyden geht also, wie auch bei allen anderen Dipteren, aus der dorsalen Kopfhypodermis hervor, nur ist sie hier weit nach hinten verschoben, während sie bei Musciden ganz vorne, nahe dem Mundeingange, auftritt.

Eine andere Frage ist es, ob wir die Kopffalte der Stratiomyden mit der der Musciden direkt vergleichen können, ob wir in derselben einen nach innen eingesenkten Teil der Kopfhypodermis vor uns haben (in diesem Falle würde sie mit den Hirnanhängen der Musciden identisch sein), oder ob sie nicht vielleicht als ein selbständiges, durch Wucherung der Hypodermis sekundär entstandenes Gebilde aufzufassen ist. Da nun über diese Frage durch rein morphologisches Vergleichen keine Aufklärung erbracht werden kann, so ließe sich dieselbe nur dann entscheiden, wenn man die Bildung der Kopffalte Schritt für Schritt verfolgen könnte. Indem aber dieselbe schon während des Embryonallebens gebildet wird, ist diese Frage hier nicht zu beantworten, da die Untersuchung der embryonalen Entwickelung außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegt.



Textfig. 2. Ein schräger Querschnitt durch das 1. und 2. Segment einer jungen Larve. Obj. 8, Ok. 6. *aan* Augenanlage, *ah* Augenhöhle, *dp* Dorsalplatte, *hkm* hintere Kaumuskeln, *hyp* Hypodermis, *N.op* Nervus opticus, *sr* Speiseröhre.

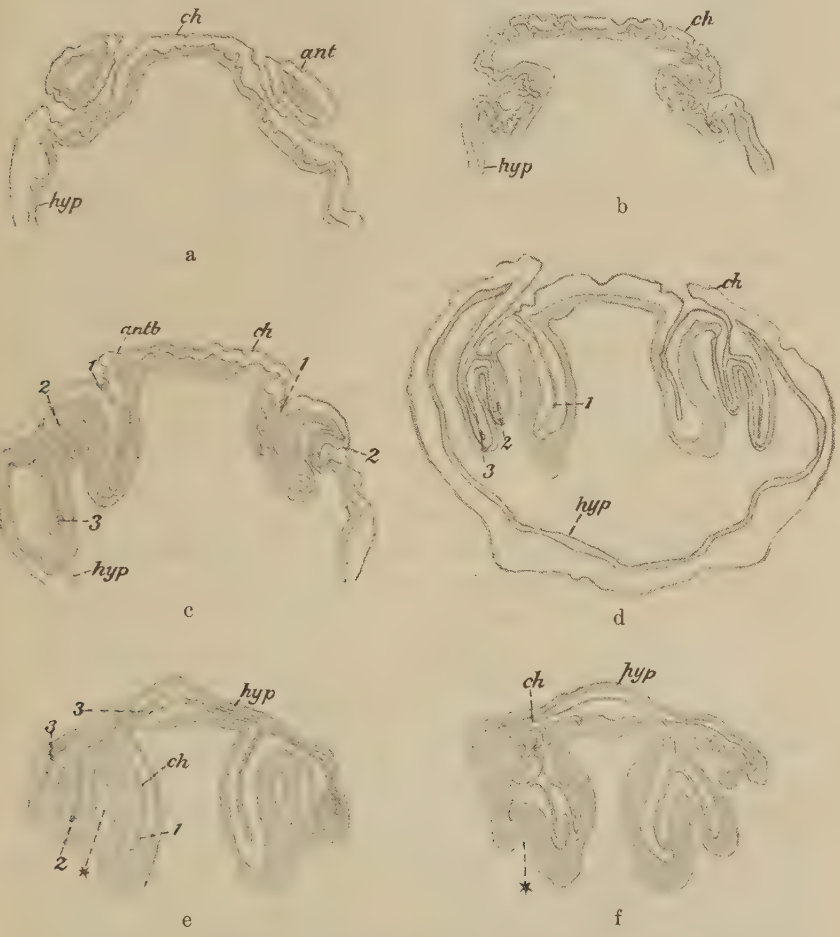
Die Kopffalte der Stratiomyden ist schon in den jüngsten Larven als ein taschenförmiges Gebilde zu erkennen, welches im 1. Segment vom hinteren Ende der Dorsalplattenhypodermis ausgeht und sich bis zu dem in der hinteren Hälfte des 2. Segmentes liegenden Gehirn erstreckt (Textfig. 1). Den Verlauf der Kopffalte kann man sehr schön an einem in Textfig. 2 dargestellten Schrägschnitte verfolgen. Er ist einer jungen Larve entnommen,

bei der die Thoracalanlagen noch auf ihrem ersten, der Fig. 1 entsprechenden Entwicklungsstadium sich befinden. Wir sehen die quergebogene Dorsalplatte *(dp)*, deren Hypodermis *(hyp)* infolge der Schrumpfung sich weit von ihr abgehoben hat. Da der Schnitt am hinteren Ende der Dorsalplatte, an der Ansatzstelle der mächtigen Kaumuskeln *(hkm)* getroffen ist, so ist an der ventralen Fläche der Dorsalplatte die Hypodermis nicht zu sehen. Sie tritt dagegen medialwärts in der von Kaumuskeln freien Partie der Dorsalplatte auf und geht von hier aus in die Bildung der Kopffalte über. An dieser unterscheiden wir einen unpaaren, einschichtigen Anfangsteil, der kaudalwärts in zwei, in ihren vorderen Partien ebenfalls einschichtige Säckchen ausläuft, die wir als „Augenhöhlen" bezeichnen wollen *(ah)*. Letztere gehen an ihren hinteren blindgeschlossenen Enden in je eine mehrschichtige Zellage über *(aan)*, die die eigentlichen Augenanlagen darstellt, und mit je einem kurzen Stiel — dem Nervus opticus — mit der vorderen Partie des Gehirns in Verbindung steht. Den Bau und die Gestalt der Augenanlagen sieht man am besten an den Frontalschnitten, von denen ich einen in der Fig. 11 wiedergebe. Der Schnitt, der einer nur wenig älteren Larve entnommen ist, zeigt, daß die Augenanlage einen stark verdickten Basalteil besitzt *(aan)*, der in eine einschichtige Hüllmembran übergeht. Der Basalteil enthält zahlreiche kleine Kerne, zwischen denen Zellgrenzen nicht zu sehen sind. Der enge, zwischen der Hüllmembran und Augenanlage liegende Spalt *(ah)* geht nach vorn hin in den einheitlichen Raum der dorsalen Partie der Kopfhaut über.

Beim fortschreitenden Wachstum nehmen die Augenanlagen allmählich in ihrem Umfange zu und werden scheibenförmig. Indem sie sich über die vordere Seite der Hemisphären erstrecken, nehmen sie die schon von Weismann bei Musca beschriebene Pilzhutform an. Dieses Entwicklungsstadium zeigt uns die Textfig. 1, wo die Augenanlagen dem Gehirn dicht anliegen. In dieser Form findet man die Augenscheiben in erwachsenen Larven und bis zur Verpuppung zeigen sie außer der Größenzunahme keine wesentlichen Veränderungen. In Fig. 12 sehen wir die Augenanlage einer erwachsenen Larve im Querschnitt, in welchem die linke Augenanlage peripher, die rechte dagegen etwas schräg getroffen, so daß in letzterer der Nervus opticus auch zu sehen ist. Auf die inneren histologischen Differenzierungsprozesse, die dabei stattfinden, gehe ich nicht ein, denn sie sind schon von anderen Autoren beschrieben worden.

Bei der Verpuppung kommt es zu bedeutenden Lageverschiebungen und Umgestaltungen, wodurch sehr komplizierte und zum Teil schwer verständliche Verhältnisse geschaffen werden, die alle zu erklären ich nicht imstande bin. Wie in der Einleitung schon erwähnt, tritt die Dorsalplatte bei der Verpuppung aus der sie umgebenden Hypodermistasche heraus, was infolge der Verkürzung des Larvenkörpers zustande kommt. Wie nun die dabei freiwerdende Hypodermistasche sich verhält, konnte ich ausführlich nicht verfolgen. Man findet nämlich in jungen Puppen an Stelle der Hypodermistasche und der in ihr Lumen durch eine enge Spalte mündenden Kopffalte, also anstatt der zwei miteinander nur durch diese Spalte kommunizierenden Hohlräume einen einheitlichen Sack, welcher vorn dorsal zwischen dem Kopf und dem 1. Thoraxsegment mit einer der Mündung der Hypodermistasche genau entsprechenden Querfalte anfängt und hinten bis zum Gehirn reicht. Nach diesem Umstand muß man annehmen, daß die beiden Hohlräume durch die Ausgleichung der sie trennenden Hypodermisfalten miteinander verschmolzen sind. Eine andere Frage ist es, ob der auf diese Weise entstandene einheitliche Hohlraum in seiner ganzen Ausdehnung erhalten bleibt, oder ob nicht sein vorderer Teil, der der Hypodermistasche entspricht, bei der starken Verkürzung des Körpers ganz oder teilweise auf die Außenfläche gezogen wird, indem er in die Hypodermis des Kopfes und des 1. Segments übergeht. Meiner Ansicht nach findet das letztere statt, was aus der geringen Ausdehnung der Kopffalte in der Puppe zu erschließen ist; andererseits findet man, daß das Gehirn aus der hinteren Hälfte des 2. Segments, wo es sich bei Larven findet, in jungen Puppen in die vordere Hälfte desselben Segments verlagert ist, was mit der entsprechenden Verlagerung der Augenscheiben Hand in Hand geht. Nun treten im Bereiche der Kopffalte weitere Komplikationen auf, indem ihre ventrale Wand unter starker Vermehrung ihrer Zellen mehrschichtig wird und sich in mehrere Falten legt. Die Falten fangen hinten an den Augenscheiben an und laufen von da nach vorn aus dem Sack auf die dorsale Kopfhypodermis hinaus, die mit der ventralen Wand der Kopffalte in kontinuierlichem Zusammenhange steht. Infolge dieser Faltenbildung entstehen an der dorsalen Fläche des Kopfes tiefe Furchen, die bis zur Antennenbasis reichen. Zur Erläuterung dieser Verhältnisse mögen die untenstehenden halbschematischen Textfig. 3a—f dienen, die einige Querschnitte durch das Vorderende einer jungen Puppe darstellen. Die in der ersten

Fig. a noch freistehenden Antennen *(ant)*, sind in der Fig. b an ihrer Ansatzstelle getroffen und zeigen unter ihrer Basis je eine kleine Einstülpung, die in Fig. c zu einer tiefen Furche (*1*) wird.



Textfig. 3. Halbschematische Querschnitte durch den Mesothorax einer jungen Puppe. In den Fig. e und f ist das äußere Körperchitin nicht mitgezeichnet. *antb* Antennenbasis, *ant* Antenne, *ch* Chitin, *1*, *2* und *3* erste, zweite und dritte Längsfurche, *hyp* Hypodermis, * Ausstülpung der Kopffaltenwand.

Querschnitte durch achsenen Odontomyia- tisch). Ok. 4, Obj. 16,

Lateral von dieser sehen wir in Fig. c der *antb* Antennenbasis, *ch* Chitin, Furche (*2*) welche, wie die nächstfolgende, er Rüsselanlage, *hyp* Hypo- *kfm* Kiefermuskel, *prm* Peripodal- tief ist wie die erste. Was dagegen ran der Rüsselanlage, *prma* Peripodal- membran der Antenne, *ran* Rüsselanlage. so ist sie den beiden ersten *ph* Pharynx, *sm* Saugmuskeln.

Sie entstehen als eine paarige Einstülpung der Kopfhypodermis und münden hinten mit einer gemeinsamen breiten Oeffnung (Textfigur 4 c) nach außen.

5. Die Metamorphose der Thoracalmuskeln.

Die Frage nach der Metamorphose der Muskeln gehört bekanntlich zu den schwierigsten Punkten der postembryonalen Entwickelung der Insekten und hat bis jetzt noch keine befriedigende Lösung gefunden. Wenn auch viele Forscher sich mit dieser Frage beschäftigt und die Vorgänge bei den einzelnen Vertretern der Insekten untersucht haben, so gehen doch die Ergebnisse, zu denen sie gekommen sind, weit auseinander und zeigen große Unterschiede nicht nur in bezug auf einzelne Insektengattungen, sondern sogar auch für eine und dieselbe Art.

Weismann ist bekanntlich der erste gewesen, welcher das genannte Thema in Angriff nahm und die ersten eingehenden, für alle späteren Forschungen grundlegenden Untersuchungen machte. In seiner 1864 erschienenen Abhandlung über Musca zeigte er, daß, wie die meisten Larvalorgane, auch die Muskeln der Fliegenlarve einer Metamorphose, d. h. einem Zerstörungs- und einem Neubildungsprozeß, unterliegen. 2 Jahre später erschien eine andere Arbeit von ihm, die das gleiche Thema bei Corethra, dem Vertreter einer anderen großen Dipterengruppe, behandelte. Es war natürlich unmöglich, mit den damaligen, noch sehr schwach entwickelten technischen Hilfsmitteln die höchst komplizierten und zum Teil noch bis heute nicht aufgeklärten histologischen Vorgänge der Muskelmetamorphose in allen ihren Einzelheiten zu erkennen. Weismann hat aber einmal die Tatsache der Muskelmetamorphose festgestellt und damit, wie van Rees richtig bemerkt, „eine breite Basis geschaffen, auf welcher die späteren Forscher weiterbauen konnten“. Während er die großen Schwierigkeiten, die die Untersuchung der Muskelmetamorphose bei Musca darbietet, mit den ihm zu Gebote stehenden technischen Hilfsmitteln nicht zu überwinden vermochte, konnte er bei Corethra, bei welcher die inneren Umwälzungen nicht so tiefgreifend wie bei Musca und die einzelnen Vorgänge der Beobachtung leichter zugänglich sind, den Gang der Muskelmetamorphose Schritt für Schritt verfolgen und in seinen Hauptzügen feststellen. Er zeigte, daß die Anlagen der imaginalen Brustmuskeln bereits in der Larve vorhanden und schon in ganz jungen Larven als feine blasse Fäden zu erkennen sind, die bis kurz nach der dritten Häutung fast un-

verändert bleiben. Man unterscheidet zwei Hauptzüge solcher Anlagen: dorsoventrale und transversale. Weismann beschreibt zunächst die Entwickelung der letzteren. Es sind jederseits zwei Anlagen, von denen die der Medianebene am nächsten gelegene bald sich in zwei spindelförmige Hälften spaltet. Ueber den histologischen Bau der Stränge in frühen Stadien ist wenig zu sagen, es lassen sich eine blasse Grundsubstanz und wenige kleine Kerne unterscheiden. Eine Zeitlang besteht die Entwickelung der Stränge in einem einfachen Wachstum; sie schwellen an, nähern sich der zylindrischen Form, während die Kerne ihrer Grundsubstanz an Zahl bedeutend zunehmen. Gegen Ende des Larvenlebens wuchern die Muskelanlagen so sehr, daß sie dicht aneinander rücken und dann bemerkt man an ihnen einen Spalt, welcher eine jede von ihnen der Länge nach in zwei ziemlich gleiche Hälften teilt: die Muskelanlagen vermehren sich durch Längsspaltung, wonach die Anordnung der Kerne zu Säulen und die Fibrillenbildung eintritt.

Auf diese Untersuchungen von Weismann folgte nun eine ganze Reihe ähnlicher Arbeiten von andern Autoren, die zeigten, daß auch bei anderen Insektenlarven sich, wenn nicht ganz gleiche, so doch ähnliche Vorgänge abspielen. Von diesen Autoren muß hier in erster Linie van Rees genannt werden, welcher 1888 die Metamorphose der Muskeln bei Musca, unter Anwendung der modernen Schnitt- und Färbemethoden, eingehend untersuchte. Zwar haben schon vor ihm Ganin (1877), Viallanes (1882) und Kowalewsky (1887) sich mit dieser Frage am gleichen Objekt und mittels des gleichen Verfahrens beschäftigt, sie kamen aber nur bezüglich der Zerstörung der Muskeln zu befriedigenden Resultaten, indem sie zeigten, daß sie durch Leukocyten (Phagocyten) herbeigeführt wird, welche Weismann schon 1864 unter dem Namen „Körnchenkugeln“ bei Musca beschrieben hatte. Was dagegen die Neubildung der Muskeln anbetrifft, so haben weder Ganin noch Kowalewsky diese Frage näher untersucht, sondern begnügten sich mit der allgemeinen Annahme, daß dieselben aus Mesoderm entstehen: Ganin sprach die Vermutung aus, daß die Muskeln aus dem Mesoderm der Imaginalscheiben entstehen, Viallanes leitete sie aus den Produkten einer Sproßbildung der Fettzellen ab; Kowalewsky dagegen nahm an, daß die imaginalen Muskeln aus gewissen, anfänglich isolierten Mesodermzellen hervorgehen, die sich allmählich in Strängen anordnen und in dieser Weise die Anlage eines künftigen Muskels bilden.

Die Untersuchungen von VAN REES, dessen Arbeit bald nach der KOWALEWSKYS erschien, zeigten, daß bei Musciden die Sache sich keineswegs so einfach verhält, daß die Ansichten von GANIN und KOWALEWSKY nur teilweise richtig sind, und daß sie die Hauptsache des Problems gar nicht lösen, denn bei Musciden sind es „3 Paar Larvenmuskeln, welche durch eine besondere Umbildung zur Anlage der Imaginalmuskeln werden". An der Rückenseite der Fliegenlarve, neben dem Rückengefäß, liegen beiderseits eine äußere und eine innere Gruppe von je 3 gestreckten Schrägmuskeln. Die 3 Paar Schrägmuskeln der äußeren Gruppe sind es nun, welche im 2. Thoraxsegment erhalten bleiben und zu den Flügelmuskeln werden. Während man bei einer ganz jungen Puppe an den Querschnitten durch diese Muskeln nichts entdecken kann, was sie von anderen Muskeln unterscheiden könnte, findet man bei einer Puppe mit ausgestülpten Extremitäten in der Gegend dieser Muskeln bedeutende Veränderungen: erstens sammelt sich mesodermales Gewebe in der Umgebung der Muskeln an, zweitens haben die Kerne der Muskeln nicht mehr ihre gewöhnliche oberflächliche Lage und linsenförmige Gestalt, sondern sie sind vollkommen sphärisch geworden und ins Innere der Muskelsubstanz eingedrungen. Auch scheint es, als ob das Myoplasma sich mit der kontraktilen Muskelsubstanz vermischt hat. In diesem Stadium ist die Verbindung der Muskeln mit der Hypodermis noch erhalten, in einer etwas älteren Puppe lösen sie sich aber vollständig von ihren früheren Sehnen ab und werden allseitig von Mesenchym umwachsen. Zu dieser Zeit ist bereits im Thorax die imaginale Hypodermis vorhanden. Nun drängt sich das Mesenchym ins Innere der Muskeln hinein und zerlegt jeden in mehrere Stränge; zugleich treten in ihnen neben den großen unverändert gebliebenen Muskelkernen auch kleinere Kerne auf, die wahrscheinlich durch Teilung der Muskelkerne entstanden sind; der Gedanke, daß sie eingewanderte Kerne der Mesenchymzellen seien, ist ausgeschlossen, denn sie bleiben immer durch eine, wenn auch schmale Brücke der Muskelsubstanz von der Oberfläche getrennt. Das nächste Stadium, welches VAN REES beschreibt, gehörte einer viel älteren Puppe an, bei der „aus den vorher beschriebenen, durch mächtiges Mesenchym getrennten Plasmasträngen die eng aneinanderliegenden konstituierenden Teile der Flügelmuskeln entstanden sind", indem die Muskelmasse dem Mesenchymgewebe gegenüber sich mächtig entwickelt hat. Letzteres findet sich teilweise wieder in dem feinen Ueberzug von platten

Zellen, welcher jeden der gesonderten aber eng zusammenliegenden Stränge umgibt. Was dagegen aus dem übrig gebliebenen Mesenchym geworden ist, ob es auch in den Bau des Myoplasmas übergegangen ist oder ob aus ihm andere Organe, wie z. B. Nerven und Tracheen, hervorgegangen sind, blieb VAN REES unklar.

Das sind, kurz zusammengefaßt, die Hauptergebnisse seiner Darstellung der Muskelmetamorphose. Wenn nun auch VAN REES den Gang der Metamorphose unvollständig erkannte und in seiner Darstellung viele Punkte, vor allem aber die Frage nach der Bedeutung und Rolle der Mesenchymzellen unerörtert ließ, so bleibt doch seine Bedeutung in der Erklärung der Muskelmetamorphose in einem wichtigen Punkte unverkennbar, indem er zeigte, daß gewisse larvale Muskeln sich umwandeln und in die Imago übergehen. Diese äußerst bedeutsame Tatsache zum ersten Mal hervorgehoben zu haben, bildet sein größtes Verdienst.

1892 untersuchte KOROTNEFF die Metamorphose von Tinea. Er zeigte, daß auch bei der Motte im Thorax einige Muskeln zugrunde gehen und nur die 3 Paar von VAN REES erwähnten Muskeln sich transformieren und in die definitiven Brustmuskeln der Motte übergehen. Die Umbildung geschieht in der Weise, daß die Kerne der betreffenden Muskeln sich hauptsächlich an einer Seite derselben stark vermehren, so daß schließlich „der in der Veränderung begriffene Muskel ein ganz besonderes Aussehen bekommt: er besteht aus einem faserigen und einem kernigen Teil, die einander parallel ziehen". Anders gesagt, es bildet sich ein „Kernstrang". Indem dieser sich allmählich von dem Muskel abtrennt, fängt er an Fibrillen zu produzieren. „Bei einer Tineapuppe, die bedeutend vorgerückt und braun geworden ist, findet man so schon keine Spur von Larvenmuskeln, die sich Schritt für Schritt verkleinert haben und endlich resorbiert worden sind; anstatt dessen trifft man an Querschnitten bedeutende, sich stark mit Hämatoxylin färbende Flecken, die einen Ausdruck der Kernstränge vorstellen, in denen sich die Muskelfibrillen schon angelegt haben." Ob diese sich mit Hämatoxylin stark färbenden Flecken wirklich als Kernstränge entstanden sind, bleibt vorläufig noch dahingestellt, da die ausführlichere Arbeit zu KOROTNEFFS vorläufiger Mitteilung nicht erschienen ist. Daß sie aber Muskelanlagen darstellen, unterliegt keinem Zweifel, da in neuester Zeit VON SCHUCKMANN (1909) diese Gebilde auch bei Vanessa urticae beobachtet und ihre weitere Entwicklung bis zum fertigen Muskel verfolgt hat.

Nach den Untersuchungen von RENGEL (1896) gleicht die

Metamorphose des Muskelsystems von Tenebrio molitor jener von Tinea.

Unsere Kenntnisse von der Metamorphose der Muskeln wurden bedeutend bereichert und vertieft durch die Untersuchungen von Karawaiew (1897) an Lasius, dem wir auch die erste befriedigende theoretische Erklärung der Muskelmetamorphose verdanken. Karawaiew nahm an, daß wir in den zur Umwandlung bestimmten Muskeln, oder Transformationsmuskeln, wie ich sie kurz nennen will, zwei Arten von Myoblasten auseinanderhalten müssen: larvale und imaginale. Die ersteren scheiden die larvale kontraktile Substanz aus und gehen bei der Metamorphose zugrunde; die zweiten bilden keine larvale Muskelsubstanz, dagegen vermehren sie sich stark bei der Metamorphose und liefern die imaginalen Myoblasten, die die imaginale Muskelsubstanz ausscheiden. Die Befunde, auf die sich diese Theorie gründet, sind kurz zusammengefaßt folgende. In den Muskelquerschnitten von einer eben eingesponnenen Lasiuslarve beobachtet man außer den großen Myoblasten auch mehrere kleine Zellen, die sich an der Peripherie der kontraktilen Substanz befinden. Bei der Metamorphose tritt eine rege Vermehrung dieser Zellen auf, sie häufen sich in der alten kontraktilen Substanz an, welche dabei allmählich resorbiert wird und den imaginalen Myoblasten als Ernährungsmaterial dient; ein Aufnehmen der Reste der kontraktilen Substanz in fester Form, nach Art der echten Phagocyten, findet aber nicht statt, sie wird chemisch in einen flüssigen Zustand übergeführt; die großen alten embryonalen Myoblasten gehen gänzlich zugrunde, wobei die Kerne den typischen Zustand der Chromatolyse durchlaufen; sie treten aus dem regenerierenden Muskel heraus, dabei auf verschiedenen Stufen der Degeneration stehend. Die alte kontraktile Substanz des Muskels wird endlich ganz verbraucht, wonach die Ausscheidung der neuen von den kleinen Zellen anfängt. Es fragt sich, woher stammen die kleinen Zellen? Karawaiew fand fast auf allen Schnitten, in nächster Umgebung der Muskelfasern im Blutplasma, eine große Anzahl kleiner, isolierter indifferenter Mesodermzellen, die hier und da den Muskelfasern dicht anliegen und annähernd von gleicher Größe wie die Mehrzahl der imaginalen Myoblasten sind. „Alle diese Umstände“, sagt Karawaiew, „rufen leicht die Vermutung hervor, daß es dieselben Zellen sind, daß die kleinen Zellen in den Muskelfasern von außen eingedrungene Mesodermzellen sind.“ Man sieht oft, „daß die kontraktile Substanz unter einigen kleinen Zellen lange Spalten bildet, also mehr

oder weniger zerstört wird. Bei Betrachtung solcher Bilder scheint uns die Vermutung gerechtfertigt, daß es, kurz gesagt, Phagocyten sind". Wie wir aber eben sahen, dienen die kleinen Zellen als Ausgangspunkt für die Regeneration der kontraktilen Substanz. „Dieser Umstand", sagt KARAWAIEW, „macht unsere erste Vermutung über die Herkunft der kleinen Zellen vom theoretischen Standpunkte etwas unwahrscheinlich." Kann also auf diesem Wege der Ursprung der kleinen Zellen nicht erklärt werden, so bleibt nur noch anzunehmen, daß sie aus der Teilung der larvalen Myoblasten hervorgegangen sind. Teilungsfiguren hat KARAWAIEW allerdings nicht beobachtet; seine Annahme aber, wie wir später sehen werden, ist ganz richtig und gilt auch für Stratiomyden.

Von den neueren Angaben über die Muskelmetamorphose wollen wir noch die Angaben von PÉREZ ausführlich besprechen; dagegen können wir hier die erwähnte große Dipterenarbeit von VANEY nur kurz berühren, da nach seinen Angaben die von ihm untersuchten Larven von Simulia, Chironomus, Gastrophilus und anderen Dipteren eine einfache Muskelmetamorphose besitzen, indem nämlich die Thoracalmuskeln sich aus dem Mesenchym der Imaginalscheiben entwickeln. Diese liefern die Myocyten, die sich durch direkte Teilung vermehren und auf ihrer Peripherie das Myoplasma ausscheiden. Eine Umwandlung der Larvalmuskeln in imaginale kommt dagegen bei keiner von diesen Larven vor.

Die Untersuchungen von PÉREZ (1907) beziehen sich auf Musca und geben eine kurze Beschreibung der Histogenese der Flügelmuskeln. Ehe ich aber zur Darstellung seiner Angaben übergehe, muß ich bemerken, daß ich dieselben seiner kurzen vorläufigen Mitteilung entnehme, da die ausführlichere Arbeit, meines Wissens, bis jetzt nicht erschienen ist. Seine Arbeit scheint mir von Wichtigkeit zu sein, indem sie uns die Rolle der Mesodermzellen, die VAN REES unklar blieb, erläutert. PÉREZ bestätigt die Angabe von VAN REES, daß es bei Musca drei Paar Muskeln gibt, die sich umwandeln und in die Imago übergehen. Ihre Kerne und Plasma spielen aber beim endgültigen Bau der Muskeln nur eine geringe Rolle, die Hauptrolle dagegen gehört den imaginalen Myoblasten, die von einem in der Nähe des Flügelursprunges liegenden Mesodermhaufen ihren Ursprung nehmen. Im Beginn der Verpuppung vermehren sich die Myoblasten und umgeben die drei Paar erwähnten Muskeln, um welche sie dichte Scheiden bilden. Die Muskeln verlieren von vorn nach hinten fortschreitend ihre fibrilläre Struktur und Querstreifung und verwandeln sich in homogene

Plasmamassen. Durch Eindringen der Myoblasten werden sie in eine bestimmte Zahl von longitudinalen Strängen zerlegt. Die weitere Entwicklung besteht darin, daß die Myoblasten den Plasmasträngen einverleibt werden, d. h. sie verschmelzen allmählich mit diesen und verlieren auf diese Weise ihre celluläre Individualität. Dadurch werden die Plasmastränge zu großen Syncytien, die in ihrem Inneren zwei verschiedene Arten von Kernen führen: erstens einverleibte Mesodermkerne, die direkte Teilungen in Rosenkranzform durchmachen und sich zu Längsreihen anordnen; zweitens große Muskelkerne, die durch multiple Teilung Haufen von kleinen, den ersteren ähnlichen Kernen liefern. Hierdurch wird das Zeichen für den zweifachen Ursprung der Kerne verwischt. Danach folgt die Anordnung der Kerne zu Kernsäulen und die Ausscheidung der kontraktilen Substanz.

Die Arbeiten von Berlese waren mir unzugänglich.

Aus dem obigen geschichtlichen Ueberblick, welcher keineswegs vollständig ist und nur die wichtigsten diesbezüglichen Arbeiten behandelt, ersieht man, wie weit die Ansichten über die Muskelbildung auseinandergehen. Es sind nur wenige allgemeine Punkte, in welchen die Angaben der meisten Autoren übereinstimmen. Ich will sie im folgenden kurz hervorheben:

1) Es gibt gewisse Larvalmuskeln, die sich umwandeln und in die Imago übergehen;

2) im Inneren dieser Muskeln (Transformationsmuskeln) macht sich eine rege Teilung der Kerne bemerkbar;

3) um die Transformationsmuskeln sammeln sich Mesoderm- resp. Mesenchymzellen, die eine dichte Scheide um sie bilden.

Bezüglich der Ausscheidung der imaginalen Muskelsubstanz herrschen verschiedene Ansichten: nach van Rees wird sie von der „Plasmamasse“, nach Korotneff von dem „Kernstrang“, nach Karawaiew von den „imaginalen Myoblasten“ gebildet; diese drei Ansichten lassen sich insofern miteinander vereinigen, als sie alle die Elemente, die das Myoplasma ausscheiden, aus den Transformationsmuskeln ableiten. Dem steht die Ansicht von Perez gegenüber, nach der bei der Neubildung der Muskelsubstanz die Hauptrolle die Mesodermzellen spielen. Mit diesem Resumé beende ich meine historische Einleitung und gehe zu der Darstellung eigener Beobachtungen an der Muskelmetamorphose von Stratiomyden über.

Im Gegensatze zu den Musciden, bei welchen die Umbildung der Muskeln ausschließlich während der Nymphose stattfindet,

treten bei Stratiomyden bereits im Larvenleben in gewissen Muskeln Neubildungen auf, die das Aussehen derselben stark verändern und sie leicht als imaginale Anlagen erkennen lassen. Betrachtet man einen Querschnitt durch das 2. Segment einer Larve aus dem Stadium nach der letzten Häutung, so findet man in der Gegend der dorsalen Muskulatur (Textfig. 5) kleine, mit Hämatoxylin sich tiefblau färbende Flecken *(ls)*, deren Gestalt bald oval, bald langgestreckt erscheint. Diese Flecken, die infolge ihrer Färbung unter den normalen Larvalmuskeln stark hervortreten, stellen Querschnitte von langen, ziemlich dicken Strängen dar, die parallel den Muskeln verlaufen. Wir können sie als Transversal- oder Längsstränge bezeichnen, im Gegensatze zu den dorsoventralen oder Quersträngen *(qs)*, die in der Gegend der lateralen Muskulatur auftreten; diese sind von gleichem Bau und gleicher Beschaffenheit wie die Transversalstränge und verlaufen parallel den lateralen Quermuskeln *(qm)*. Die Entstehungsweise und das weitere Schicksal der Stränge kann man am besten an den Transversalsträngen verfolgen und wir wollen uns zunächst einmal nur an ihre Entwickelung halten.

Textfig. 5. Ein Querschnitt durch den Mesothorax einer Odontomyialarve. Ok. 2, Obj. 16. *aan* Augenanlage, *hem* Gehirn, *hypan* Hypodermisanlage, *ls* Längsstrang, *qs* Querstrang, *lm* Längsmuskel, *qm* Quermuskel.

Untersucht man Querschnitte durch eine ganz junge Larve, so findet man in der dorsalen Muskelgegend von den Transversalsträngen noch nichts und an den Stellen, wo sie später auftreten, trifft man normale Larvalmuskeln, die von den nächstliegenden oder andern Muskeln sich nicht unterscheiden lassen. Dies kann nun von einer Larve nicht mehr behauptet werden, welche in der Entwicklung weiter fortgeschritten ist und bei welcher die Extremitätenanlagen schon nach außen ausgestülpt sind. Bei solchen Larven treten in der erwähnten Gegend in den Muskeln verschiedene Veränderungen auf, die uns einen Aufschluß über die Entstehungsweise der Transversalstränge geben. Es sind im wesentlichen zwei Punkte, die unsere Aufmerksamkeit erregen: erstens das Auftreten einer protoplasmatischen Masse mit vielen kleinen

Kernen in den Muskeln, die sich von den larvalen Muskelkernen scharf unterscheiden und zweitens, das allmähliche Verschwinden der kontraktilen Substanz, die von der Plasmamasse ersetzt wird. Zur Illustration dieser Vorgänge mögen die Figg. 13 bis 18 dienen, in welchen verschiedene Querschnitte durch die Transformationsmuskeln abgebildet sind. Um Irrtümer zu vermeiden, will ich gleich bemerken, daß diese Figuren nicht aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien eines und desselben Muskels darstellen, sondern ganz verschiedenen Muskeln resp. Muskelportionen entnommen sind. Betrachten wir zuerst einen Querschnitt durch einen normalen Larvalmuskel, welcher in Fig. 13 (Taf. 2) dargestellt ist. Die kontraktile Substanz *(lks)*, die hier schematisch gleichartig gehalten ist, ist auf der rechten Seite vom Sarcoplasma *(spl)* umhüllt, welches in seinem Inneren einen großen Kern *(lmk)* führt. Dieser hat meistens eine ovale Gestalt, kann aber auch rundlich oder dreieckig erscheinen, wie das in unserer Figur der Fall ist. Das Chromatin ist im Kern grobkörnig verteilt, einen Nucleolus habe ich nicht sehen können. Das Sarcolemm *(slm)* ist ziemlich dick und hebt sich wie hier so auch auf allen anderen Muskelquerschnitten von der kontraktilen Substanz deutlich ab. Untersucht man andere Muskeln, aus derselben Gegend, so beobachtet man neben solchen normalen auch andere Muskelquerschnitte, die in ihrem Aussehen von den ersteren stark abweichen und ein Bild darbieten, wie das uns die Figg. 14—18 (Taf. 2) repräsentieren. Auf der Fig. 14 sieht man außer der kontraktilen Muskelsubstanz noch einen schmalen Keil von fast homogener, mit Hämatoxylin sich blau färbender Plasmamasse *(plm)*, die einige kleine Kerne enthält *(imk)*. Eine kleine, dreieckige Plasmainsel mit einem Kern tritt auch in der anderen Hälfte auf der gleichen Seite des Muskels auf. In Fig. 15 nimmt die Plasmamasse fast die ganze obere Hälfte des Muskels ein; sie bildet eine kompakte Masse und führt in ihrem Inneren zahlreiche kleine Kerne, die meist ovaler Gestalt sind. Zellgrenzen sind nicht zu sehen, das ganze Gebilde scheint wie hier so auch auf allen anderen Querschnitten ein Syncytium darzustellen. In Fig. 16 nimmt die Plasmamasse den ganzen peripheren Teil des Muskels ein und bildet einen dicken, U-förmigen Mantel um die kontraktile Substanz *(lms)*, die hier nur noch auf der einen Seite mit dem Sarcolemm in Berührung steht. Vollständig von dieser getrennt ist sie in Fig. 17, wo sie einen Zentralstrang bildet, welcher ringsum von der Plasmamasse umhüllt ist. In der letzteren sieht man übrigens

einen großen larvalen Muskelkern, auf den wir noch zu sprechen kommen. Ein schönes Beispiel für die Erklärung der Rolle der Plasmamassen bietet uns auch die Fig. 18 (Taf. 2) dar: auf der rechten Seite derselben sehen wir die kontraktile Substanz noch ziemlich gut erhalten, auf der anderen Seite dagegen erscheint sie durch dünne Plasmabrücken *(pls)* in einzelne Stränge aufgeteilt. Es fragt sich nun, woher stammen diese Plasmamassen und ihre Kerne und welches ist ihre Rolle?

Ehe ich zur Beantwortung dieser Frage übergehe, will ich bemerken, daß wir die Plasmamasse mit ihren Kernen mit der Gesamtmasse der kleinen Zellen vergleichen können, welche Karawaiew bei den Ameisen in den Transformationsmuskeln beobachtete und die er als imaginale Myoblasten bezeichnete. Der Umstand, daß die letzteren voneinander durch deutliche Zellgrenzen getrennt bleiben, während sie bei Stratiomyden ein großes Syncytium bilden, ist von untergeordneter Bedeutung und stellt keinen prinzipiellen Unterschied dar. Ob nun die imaginalen Myoblasten aus Mesodermzellen, die Karawaiew in der nächsten Umgebung der Transformationsmuskeln fand, oder ob sie aus larvalen Myoblasten herzuleiten sind, konnte er mit dem ihm zu Gebote stehenden Material mit Sicherheit nicht entscheiden. Wie aber schon gesagt, neigte er mehr zu der letzteren Annahme, die ich nun durch meine eigenen Beobachtungen zu bestätigen vermag. Dieses ist um so leichter, als ich in der Nähe der Transformationsmuskeln außer den gewöhnlichen Fettzellen keine fremden Elemente, vor allem aber keine indifferenten Mesodermzellen gefunden habe, deren Anwesenheit uns die Veranlassung geben könnte, anzunehmen, daß die kleinen Kerne in den betreffenden Muskeln mit den Kernen eingedrungener Mesodermzellen identisch sind. Solche Bilder wie die Karawaiewschen Figuren 49, 50 u. 51, in welchen die Mesodermzellen den Transformationsmuskeln dicht anliegen, habe ich bei Stratiomyden nicht beobachtet; die Mesodermzellen fehlen überhaupt im betreffenden Stadium in der Nähe der Muskeln so gut wie vollständig und wie wir noch sehen werden, treten sie auch in späteren Stadien nicht auf. Aus diesem Grunde sind wir berechtigt, mit voller Sicherheit zu behaupten, daß die kleinen Kerne keine von außen eingedrungenen Elemente sind. Wenn nun auf diesem Wege ihr Ursprung nicht erklärt werden kann, so bleibt uns nur noch eine Annahme übrig, daß sie nämlich im Inneren des Muskels selbst entstanden und aus seinen Elementen herzuleiten sind. Diese Elemente können natür-

lich nur die Muskelkerne sein, die also durch vielfache Teilung in zahlreiche kleine Kerne zerfallen. Teilungsfiguren habe ich leider in meinen beiden diesbezüglichen Serien nicht finden können; ich zweifle aber nicht daran, daß dieser Umstand nur der ungenügenden Zahl der Serien zuzuschreiben ist, die ich von diesem Stadium untersuchen konnte, dagegen kann er an der Richtigkeit unseres Befundes nichts ändern. Ich will noch daran erinnern, daß auch andere Forscher, wie z. B. VAN REES und PÉREZ, bezüglich dieser Frage zum gleichen Resultate gekommen sind, indem sie die kleinen Kerne als Teilungsprodukte der großen Kerne erklärten. Zwar treten die kleinen Kerne bei Musca in einer viel späteren Periode auf, wenn die Muskeln schon von den Mesodermzellen umgeben sind; die zeitlichen Differenzen können aber hierbei nicht in Betracht kommen, denn während die Umwandlung der Muskeln bei Stratiomyden, wie bereits erwähnt, schon in der Larve anfängt und langsam vor sich geht, geschieht dies bei Musca ausschließlich während der Nymphose in einem verhältnismäßig kurzen Zeitraum. Deshalb nimmt sie hier einen viel rascheren Verlauf, und die einzelnen Erscheinungen treten in einer viel gedrängteren Reihenfolge auf.

Wie bei Musca, unterliegen auch bei Stratiomyden alle Kerne der Transformationsmuskeln dem Teilungsprozeß. Zwar findet man bei den letzteren in den noch nicht vollständig umgebildeten Muskeln große ungeteilte Muskelkerne, von welchen wir einen in Fig. 17 *(lmk)* sehen. Da sie aber in etwas älteren Stadien vollständig verschwinden und die Querschnitte von umgewandelten Muskeln nur noch kleine Kerne aufweisen, so muß man annehmen, daß sie sich später noch geteilt haben. Nun haben wir gesehen, daß bei den Ameisen gewisse Kerne der Transformationsmuskeln, „auf den verschiedenen Stufen der Degeneration stehend", ungeteilt aus den Muskeln heraustreten. Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, ob wir in Fig. 17 nicht einen vor der Degeneration stehenden Kern vor uns haben? Diese Frage muß verneint werden, denn wenn auch bei Stratiomyden in den Transformationsmuskeln Kerndegenerationen auftreten, so ist diese Erscheinung nur an den kleinen Kernen zu beobachten, eine Degeneration in toto findet dagegen hier nicht statt. Demnach ist der große Kern in unserer Figur nichts anderes als ein normaler Muskelkern, welcher sich vor der Teilung befindet. Für das letztere spricht übrigens auch der Umstand, daß der Kern von der Peripherie in das Innere des Muskels hineingewandert ist, ein

Verhalten, welches schon VAN REES für die sich zur Teilung anschickenden Muskelkerne beschrieben hat.

Verfolgen wir das weitere Schicksal der Transformationsmuskeln, so stellen sie in einem etwas älteren Stadium ein Bild dar, welches uns die Fig. 21 (Taf. 2) zeigt. Von der kontraktilen Substanz sieht man auf diesem Muskelquerschnitte nichts mehr, sie ist vollständig verschwunden, an ihre Stelle ist die Plasmamasse getreten, die zahlreiche kleine Kerne in sich beherbergt. Das Sarcolemm hebt sich nicht mehr deutlich von der Plasmamasse in dieser Figur ab, doch habe ich es in einigen anderen Querschnitten vom gleichen Entwickelungsstadium noch beobachten können. Im oberen Teile der Figur treten unter den vielen kleinen Kernen *(imk)*, die auch in späteren Stadien zu sehen sind, einige ebenso kleine Kerne auf, die aber von den ersteren in ihrem Aussehen stark abweichen, indem sie einen ausgesprochenen Degenerationszustand zeigen *(dk)*. Ihr Chromatin erscheint bis auf einen kleinen, zentralwärts liegenden und ganz dunkel gefärbten Rest rückgebildet zu sein. Um diesen Rest findet sich eine helle Flüssigkeitszone, die sich von der umgebenden Protoplasmamasse scharf abgrenzt. Solche degenerierende Kerne fand ich auf allen umgewandelten Muskelquerschnitten, wo sie in großer oder kleiner Zahl auftreten. Neben diesen habe ich oft auf denselben Querschnitten bei den stärkeren Vergrößerungen sehr kleine tropfenartige helle Bläschen beobachtet, die vielfach eine gruppenweise oder rosenkranzförmige Anordnung zeigen. Ob diese Bläschen als letzte Reste der degenerierenden Kerne zu betrachten sind, muß einer näheren Untersuchung vorbehalten bleiben.

In einem etwas älteren Stadium als das in Fig. 21 dargestellte ist von den Degenerationskernen nichts mehr zu finden.

Wenn wir das oben Gesagte kurz zusammenfassen, so kommen wir zum Resultate, daß in umgewandelten Muskeln zwei Arten von gleichgroßen Kernen auseinanderzuhalten sind: erstens solche, die auch in späteren Stadien erhalten bleiben und die, wie wir noch sehen werden, bei der Neubildung der kontraktilen Substanz eine wichtige Rolle spielen; diese kann man als imaginale Myoblastenkerne bezeichnen; zweitens solche, die degenerieren und allmählich verschwinden. Es fragt sich, wie können wir uns dieses verschiedenartige Verhalten der kleinen Kerne, die alle aus großen Muskelkernen hervorgehen, erklären?

Bei der Beantwortung dieser Frage kommen zwei Möglich-

lich nur die Muskelkerne sein, die also durch vielfache Teilung in zahlreiche kleine Kerne zerfallen. Teilungsfiguren habe ich leider in meinen beiden diesbezüglichen Serien nicht finden können; ich zweifle aber nicht daran, daß dieser Umstand nur der ungenügenden Zahl der Serien zuzuschreiben ist, die ich von diesem Stadium untersuchen konnte, dagegen kann er an der Richtigkeit unseres Befundes nichts ändern. Ich will noch daran erinnern, daß auch andere Forscher, wie z. B. VAN REES und PÉREZ, bezüglich dieser Frage zum gleichen Resultate gekommen sind, indem sie die kleinen Kerne als Teilungsprodukte der großen Kerne erklärten. Zwar treten die kleinen Kerne bei Musca in einer viel späteren Periode auf, wenn die Muskeln schon von den Mesodermzellen umgeben sind; die zeitlichen Differenzen können aber hierbei nicht in Betracht kommen, denn während die Umwandlung der Muskeln bei Stratiomyden, wie bereits erwähnt, schon in der Larve anfängt und langsam vor sich geht, geschieht dies bei Musca ausschließlich während der Nymphose in einem verhältnismäßig kurzen Zeitraum. Deshalb nimmt sie hier einen viel rascheren Verlauf, und die einzelnen Erscheinungen treten in einer viel gedrängteren Reihenfolge auf.

Wie bei Musca, unterliegen auch bei Stratiomyden alle Kerne der Transformationsmuskeln dem Teilungsprozeß. Zwar findet man bei den letzteren in den noch nicht vollständig umgebildeten Muskeln große ungeteilte Muskelkerne, von welchen wir einen in Fig. 17 *(lmk)* sehen. Da sie aber in etwas älteren Stadien vollständig verschwinden und die Querschnitte von umgewandelten Muskeln nur noch kleine Kerne aufweisen, so muß man annehmen, daß sie sich später noch geteilt haben. Nun haben wir gesehen, daß bei den Ameisen gewisse Kerne der Transformationsmuskeln, „auf den verschiedenen Stufen der Degeneration stehend", ungeteilt aus den Muskeln heraustreten. Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, ob wir in Fig. 17 nicht einen vor der Degeneration stehenden Kern vor uns haben? Diese Frage muß verneint werden, denn wenn auch bei Stratiomyden in den Transformationsmuskeln Kerndegenerationen auftreten, so ist diese Erscheinung nur an den kleinen Kernen zu beobachten, eine Degeneration in toto findet dagegen hier nicht statt. Demnach ist der große Kern in unserer Figur nichts anderes als ein normaler Muskelkern, welcher sich vor der Teilung befindet. Für das letztere spricht übrigens auch der Umstand, daß der Kern von der Peripherie in das Innere des Muskels hineingewandert ist, ein

Verhalten, welches schon VAN REES für die sich zur Teilung anschickenden Muskelkerne beschrieben hat.

Verfolgen wir das weitere Schicksal der Transformationsmuskeln, so stellen sie in einem etwas älteren Stadium ein Bild dar, welches uns die Fig. 21 (Taf. 2) zeigt. Von der kontraktilen Substanz sieht man auf diesem Muskelquerschnitte nichts mehr, sie ist vollständig verschwunden, an ihre Stelle ist die Plasmamasse getreten, die zahlreiche kleine Kerne in sich beherbergt. Das Sarcolemm hebt sich nicht mehr deutlich von der Plasmamasse in dieser Figur ab, doch habe ich es in einigen anderen Querschnitten vom gleichen Entwickelungsstadium noch beobachten können. Im oberen Teile der Figur treten unter den vielen kleinen Kernen *(imk)*, die auch in späteren Stadien zu sehen sind, einige ebenso kleine Kerne auf, die aber von den ersteren in ihrem Aussehen stark abweichen, indem sie einen ausgesprochenen Degenerationszustand zeigen *(dk)*. Ihr Chromatin erscheint bis auf einen kleinen, zentralwärts liegenden und ganz dunkel gefärbten Rest rückgebildet zu sein. Um diesen Rest findet sich eine helle Flüssigkeitszone, die sich von der umgebenden Protoplasmamasse scharf abgrenzt. Solche degenerierende Kerne fand ich auf allen umgewandelten Muskelquerschnitten, wo sie in großer oder kleiner Zahl auftreten. Neben diesen habe ich oft auf denselben Querschnitten bei den stärkeren Vergrößerungen sehr kleine tropfenartige helle Bläschen beobachtet, die vielfach eine gruppenweise oder rosenkranzförmige Anordnung zeigen. Ob diese Bläschen als letzte Reste der degenerierenden Kerne zu betrachten sind, muß einer näheren Untersuchung vorbehalten bleiben.

In einem etwas älteren Stadium als das in Fig. 21 dargestellte ist von den Degenerationskernen nichts mehr zu finden.

Wenn wir das oben Gesagte kurz zusammenfassen, so kommen wir zum Resultate, daß in umgewandelten Muskeln zwei Arten von gleichgroßen Kernen auseinanderzuhalten sind: erstens solche, die auch in späteren Stadien erhalten bleiben und die, wie wir noch sehen werden, bei der Neubildung der kontraktilen Substanz eine wichtige Rolle spielen; diese kann man als imaginale Myoblastenkerne bezeichnen; zweitens solche, die degenerieren und allmählich verschwinden. Es fragt sich, wie können wir uns dieses verschiedenartige Verhalten der kleinen Kerne, die alle aus großen Muskelkernen hervorgehen, erklären?

Bei der Beantwortung dieser Frage kommen zwei Möglich-

keiten in Betracht, auf deren Feststellung wir uns beschränken müssen: 1) da die Menge der ihrem Ursprunge nach gleichwertigen Kerne viel größer ist, als es für ihre Rolle bei der Neubildung der Muskelsubstanz notwendig ist, so geht ein Teil von ihnen zugrunde; 2) das verschiedenartige Verhalten der kleinen Kerne ist ein Ausdruck ihres verschiedenen Ursprunges: in den zur Umbildung bestimmten Muskeln sind zwei Arten von Myoblasten zu unterscheiden: erstens „larvale", die die larvale Muskelsubstanz ausscheiden, und zweitens „imaginale", die keine Muskelsubstanz bilden und während des Larvenlebens indifferent bleiben (Karawaiew). Bei der Metamorphose zerfallen beide Myoblastenarten resp. ihre Kerne durch vielfache Teilung in zahlreiche kleine Kerne; während aber die Teilprodukte der letzteren erhalten bleiben und der Neubildung der Muskelsubstanz als Ausgangspunkt dienen, gehen die Teilprodukte der ersteren zugrunde. So plausibel auch die zweite Ansicht vom theoretischen Standpunkte aus erscheint, so bieten doch die histologischen Verhältnisse am larvalen Muskel vor der Umwandlung keine Anhaltspunkte dafür, da alle larvalen Muskelkerne gleich aussehen.

Wir gehen jetzt zu der Frage nach der Bedeutung und Rolle der Plasmamasse und deren Kerne über. Aus der oben geschilderten Reihe von Figuren sahen wir, daß mit dem Auftreten der Plasmamasse die kontraktile Substanz allmählich verdrängt und zum Schwinden gebracht wird. Wir müssen nun feststellen, wie die Rückbildung derselben vor sich geht, ob sie, wie das Karawaiew annimmt, auf „natürlichem Wege", d. h. infolge der Erschöpfung der Lebenskräfte des betreffenden Muskels erfolgt oder ob sie vielmehr durch aktives Eingreifen der kleinen Myoblasten verursacht wird. Aus Karawaiews Darstellung konnte ich mit Deutlichkeit nicht entnehmen, worin eigentlich der natürliche Tod der Muskeln besteht; wie ich aber seine Darstellung verstanden habe, soll er sich darin äußern, daß die kontraktile Substanz in unregelmäßige, körnig-faserige Ballen zerfällt. Nun bestreitet aber Karawaiew andererseits auch nicht, daß die Myoblasten auf die Muskelsubstanz verändernd einwirken können, denn er sagt: „Obschon die alte kontraktile Substanz, wahrscheinlich infolge des Absterbens der larvalen Myoblasten, zugrunde geht, so wirken die imaginalen Myoblasten auf dieselbe doch verändernd, denn auf allen drei genannten Abbildungen (s. seine Fig. 57, 58, 59) sehen wir die Reste der kontraktilen Substanz in der nächsten Nachbarschaft der imaginalen Myoblasten viel stärker verändert, als in einiger Ent-

fernung von denselben; in der nächsten Nachbarschaft der imaginalen Myoblasten haben die Reste der kontraktilen Substanz einen homogenen, gelatinösen Zustand angenommen, wogegen sie etwas weiter von denselben unregelmäßige, körnige, faserige Ballen darstellen". Die verändernde Wirkung der Myoblasten kommt also nur insofern zur Geltung, als durch sie die mit den Myoblasten in Berührung stehenden Schichten der schon vorher abgestorbenen Muskelsubstanz in einen mehr flüssigen Zustand übergeführt werden, in dem sie dann von den Myoblasten resorbiert werden. Dieses gilt im allgemeinen auch für Stratiomyden, d. h. die Muskelsubstanz wird auch hier von Myoblasten verändert und resorbiert. Die Substanz aber, auf welcher die Myoblasten ihre Wirkung ausüben, ist bei Stratiomyden keine tote oder degenerierte; im Gegenteil, sie zeigt in den Transformationsmuskeln, soweit sie noch in diesen erhalten ist, keine Veränderungen und besitzt dieselbe Struktur wie bei gewöhnlichen normalen Larvalmuskeln. Von einem natürlichen Tode der Muskeln kann also hier nicht geredet werden, die Zerstörung derselben wird nur durch die Tätigkeit der Myoblasten herbeigeführt. Die Folgen dieser Tätigkeit treten bei Stratiomyden allerdings nicht so deutlich zutage wie bei den Ameisen, bei welchen, wie erwähnt, um die Myoblasten eine helle Zone von aufgelöster kontraktiler Substanz gebildet wird. Diese fehlt bei Stratiomyden, und das hat wohl seinen Grund in der viel geringeren Intensität des ganzen Prozesses.

Auf dem in Textfig. 5 dargestellten Querschnitte zeigen alle Transformationsmuskeln *(sl)*, mit Ausnahme des mit *t* bezeichneten Muskels, nichts mehr von der kontraktilen Substanz und treten uns in der Gestalt der bereits besprochenen Flecken entgegen. Ich will hier noch kurz bemerken, daß zwischen den Transformationsmuskeln dünne Stränge hinziehen, die wohl den von Weismann bei Corethra beschriebenen entsprechen. Da sie aber zu der hier behandelten Frage in keiner näheren Beziehung stehen, so gehe ich auch nicht weiter darauf ein.

Was die Zahl der Transformationsmuskeln betrifft, so beträgt sie, wie auch bei Musca, 3 Paar, die aber nach vorne hin in mehrere kleine Portionen auslaufen. Da nun jede Portion sich für sich transformiert, so sieht man an den Querschnitten durch die vordere Region des Mesothorax eine viel größere Zahl von Transformationsmuskeln, die aber weiter nach hinten sich zu den drei erwähnten Muskeln vereinigen.

Im Laufe der weiteren Entwickelung macht sich zuerst ein

erhebliches Dickenwachstum der Stränge bemerkbar; sie schwellen immer mehr an und erreichen schließlich so große Dimensionen, daß ihre Querschnitte diejenigen von Larvalmuskeln zwei- oder dreimal übertreffen. Das Sarcolemm der Muskeln ist nicht mehr zu sehen, wahrscheinlich ist es infolge des starken Wachstums des Muskels zerstört worden. Das Dickenwachstum geht natürlich unter Vermehrung der Kerne vor sich, die dicht zusammengedrängt die Hauptmasse der Stränge bilden und deren dunkle Färbung bedingen. Wir wollen nun in der weiteren Darstellung uns nur an die Entwickelung eines einzigen Muskels halten, und zwar an diejenige des in Textfig. 5 mit *t* bezeichneten Transformationsmuskels. Ein jüngeres Stadium desselben haben wir schon in dem in Fig. 18 (Taf. 2) abgebildeten Muskelquerschnitte kennen gelernt. Seine folgenden Stadien (Fig. 19 u. 20, Taf. 2) sind bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet wie Fig. 18. Wir sehen, daß die kontraktile Substanz in Fig. 19 im Vergleich mit Fig. 18, wo sie noch die Hauptmasse bildet, hier bis auf einen kleinen Rest *(lsk)* am medialen Ende in allen Teilen des Muskels verschwunden ist. Dagegen hat die Zahl der Kerne sich stark vermehrt und der ganze Muskel ist etwas dicker geworden. Den kleinen Rest der Muskelsubstanz sehen wir noch im nächstfolgenden Stadium, welches schon einer jungen Puppe angehört. Diese Figur zeigt uns aber außer den viel größeren Dimensionen der imaginalen Myoblastenmasse noch eine wichtige Neubildung, die in Gestalt von drei wichtigen Flecken entgegentritt *(iks)*. Diese Flecken, die auch in anderen Strängen in größerer oder geringerer Zahl erscheinen und mit jedem Stadium immer größer werden, stellen nun nichts anderes als die imaginale kontraktile Muskelsubstanz dar. Wir haben also in unserer Figur einen Transformationsmuskel vor uns, in dessen Innerem die neue kontraktile Substanz schon in Bildung begriffen ist. Der Umstand, daß die kleinen Inselchen der imaginalen Muskelsubstanz in ihrer Umgebung außer der sie rings umschließenden Myoblastenmasse keine fremden Elemente zeigen, denen ihre Bildung zugeschrieben werden könnte, hat große prinzipielle Bedeutung, denn daraus geht hervor, daß die Neubildung der kontraktilen Muskelsubstanz bei Stratiomyden ausschließlich durch die Tätigkeit der imaginalen Myoblastenmasse herbeigeführt wird. Nun haben wir aus der Darstellung von VAN REES und PÉREZ gesehen, daß bei Musciden die Transformationsmuskeln von einer dichten Scheide von Mesodermzellen umgeben werden, die

nach Pérez bei der Neubildung der Muskelsubstanz eine wichtige Rolle spielt. Diese Mesodermzellen fehlen bei Stratiomyden in der Gegend der Stränge. Sie treten nur in den Extremitäten und deren Umgebung auf, wo sie als Ausgangspunkt für die sogenannte „freie Muskelbildung“ dienen, worauf wir noch zu sprechen kommen. Ich will aber nicht verheimlichen, daß ich im Anfange meiner Untersuchungen, als ich die, dem Stadium Fig. 20 (Taf. 2) vorhergehenden Entwickelungsstufen nicht kannte, die imaginale Myoblastenmasse, welche die neue kontraktile Substanz umgibt, nach dem Analogon von Musca für eine, wenn auch dicht zusammengedrängte Masse von Mesodermzellen gehalten habe; diese Täuschung konnte um so leichter unterlaufen, als eine gewisse Aehnlichkeit zwischen beiden nicht zu verkennen ist. Das gilt besonders für solche Schnitte, in denen infolge der Schrumpfung die einzelnen Myoblasten schärfer voneinander gesondert sind. Nachdem wir aber die einzelnen Entwickelungsstufen der imaginalen Myoblastenmasse kennen gelernt haben, kann es natürlich keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um eine rein äußerliche Aehnlichkeit handelt.

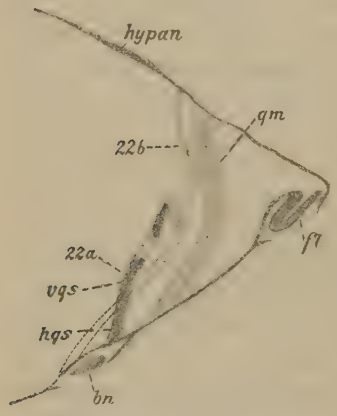
Ob nun in noch späteren Puppenstadien in der Umgebung der Stränge Mesodermzellen auftreten, weiß ich nicht, denn die betreffenden Stadien fehlen mir. Jedenfalls haben wir keinen Grund anzunehmen, daß sie, wenn sie auch erscheinen, in diesen Stadien noch irgendwelche wichtige Rolle bei der Bildung der Flügelmuskeln spielen, denn wie wir sehen, setzt die Bildung derselben schon in einem Stadium ein, wo in der Nähe der Transformationsmuskeln von den Mesodermzellen nichts zu sehen ist.

Ein nur etwas älteres Stadium, welches ich besitze, zeigt im wesentlichen noch dasselbe Bild wie Fig. 20; nur sind die Inselchen von kontraktiler Substanz größer geworden, wogegen die sie umgebende imaginale Myoblastenmasse weniger mächtig erscheint. Das letztere erklärt sich nur daraus, daß neue Myoblasten zum Aufbau der Muskelsubstanz hinzugetreten sind.

Auf die Einzelheiten des feineren histologischen Baues und der Differenzierungen der kontraktilen Masse gehe ich hier nicht weiter ein, denn die hierfür nötigen Stadien fehlen mir; ebenso übergehe ich die Frage nach der Neubildung der Sehnen und Lageverschiebungen der Stränge, denn ich hätte zu dem von van Rees darüber Mitgeteilten nichts Neues hinzuzufügen. Ich will dagegen noch ein paar Worte über die Gestalt der Stränge sagen, die wechselnde Verhältnisse zeigen: während in jüngeren Stadien

die Stränge mehr oder weniger die Gestalt der Transformationsmuskeln behalten, können sie sich in späteren Stadien ganz verschieden gestalten, indem sie bald oval, bald eckig oder langgestreckt erscheinen. Mit dem Auftreten der neuen kontraktilen Substanz verlieren sie ihre Einheitlichkeit und jeder von ihnen zerfällt entsprechend der Zahl der Bildungszentren der Muskelsubstanz in mehrere Stränge.

Das bis jetzt Dargestellte bezieht sich auf die Längs- oder Transversalstränge; was dagegen die Quer- oder Dorsoventralstränge betrifft, so können wir uns kurz fassen, denn ihre Entwickelung verläuft genau so, wie diejenige der Längsstränge, wenigstens von dem Stadium an, in welchem sie in ihrer ganzen Ausdehnung einen tiefblau gefärbten, mit vielen kleinen Kernen versehenen Strang darstellen. Wie dort, so auch hier, handelt es sich zuerst um ein erhebliches Dickenwachstum der Stränge, worauf dann in ihnen mehrere Bildungszentren von kontraktiler Substanz auftreten, die mit jedem Stadium größer werden. Kurz gesagt, die Querstränge zeigen vom erwähnten Stadium an in ihrer Entwickelung nichts von der der Längsstränge Abweichendes, und aus diesem Grunde könnte man annehmen, daß das auch für ihre Anfangsstadien gilt. Indessen zeigt eine nähere Untersuchung, daß das nicht der Fall ist, denn soviel ich aus meinen Schnitten ersehen konnte, stellen die Querstränge in ihrem indifferenten Zustande keine Larvalmuskeln dar, sondern es handelt sich vielmehr um sehr dünne, mit Eosin sich schwach rot färbende Fäden, die mit den naheliegenden Quermuskeln keine nähere Aehnlichkeit aufweisen. Um die Struktur der Querstränge zu zeigen, gebe ich in den Figg. 22 a und 22 b (Taf. 2), bei stärkerer Vergrößerung den unteren und oberen Teil des in Textfig. 6 abgebildeten Querstranges *(vqs)* wieder. Wie unsere Textfigur zeigt, ist der Querstrang auf diesem Querschnitte fast in seinem ganzen Verlaufe längs getroffen und erscheint, weil das Wachstum der Dorsoventralstränge von unten nach oben fortschreitet, nur in seinem unteren Abschnitte ver-



Textfig. 6. Querschnitt durch den Mesothorax einer Larve. Ok. 0, Obj. 4. *hypan* Hypodermisanlage, *qm* Quermuskel, *fl* Flügel, *bn* Bein, *vqs* vorderer Querstrang, *hqs* hinterer Querstrang.

ändert, während sein oberer Teil (Fig. 22 b, Taf. 2) noch den indifferenten Zustand zeigt. In der letzten Figur sehen wir, daß der obere Teil des Querstranges aus einer ziemlich homogenen Masse besteht, die eine nur ganz schwach angedeutete Längsfaserung zeigt; von einer Querstreifung, die etwa für ihre Muskelnatur sprechen würde, kann man nichts erkennen und sie fehlt auch in jüngeren Stadien. In ihm tritt dagegen ein großer Kern, dem eine starke Aehnlichkeit mit den nahe liegenden Muskelkernen nicht abzusprechen ist, auf. Einen anderen großen Kern sehen wir auch im unteren Abschnitte des Stranges (Fig. 22 a) und sonst trifft man solche zwischen der großen Masse der kleinen Kerne nicht selten an. Die letzteren sehen wir in unserer Figur unterhalb des großen Kernes, wo sie in der gemeinsamen Plasmamasse liegen. Bezüglich ihres Ursprunges muß man wohl annehmen, daß sie aus den großen Kernen durch Teilung entstanden sind, denn an ein Eindringen fremder Elemente von außen kann hier ebenso wie bei den Längssträngen nicht gedacht werden. Es scheint aber, daß hier im Gegensatze zu den letzteren nicht alle großen Kerne sich aufteilen, denn man kann sie, wenn auch selten, in Puppenstadien beobachten. Ob sie sich später noch teilen und in der für die Längsstränge geschilderten Weise zugrunde gehen, kann ich hier nicht entscheiden. Indem die Vermehrung der Kerne in der Richtung von unten nach oben fortschreitet, wandelt sich bald der Dorsoventralstrang in seiner ganzen Ausdehnung in ein mit kleinen Kernen dicht angefülltes Syncytium um. Hand in Hand damit geht das Dickenwachstum der Stränge, welches hier viel bedeutender ist als bei den Längssträngen, denn während die Querstränge auf ihren ersten Entwickelungsstufen äußerst feine Fäden darstellen, nehmen sie in älteren Larven- oder Puppenstadien so große Dimensionen an, daß ihre Querschnitte die der Längsstränge übertreffen.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, daß wir die Längs- und Querstränge nicht direkt miteinander vergleichen können, obwohl die Entwickelung beider von einem gewissen Stadium an ganz ähnlich verläuft. In den Dorsoventralsträngen haben wir allem Anschein nach besondere, sich schon embryonal anlegende Gebilde vor uns, die im Verlaufe des Larvenlebens zur Weiterentwickelung kommen. Von einer Transformation können wir daher hier nicht sprechen und der oben geschilderte Prozeß der Vermehrung der Kerne, des Dickenwachstums etc. muß vielmehr als ein Ausbildungsprozeß angesehen werden. Was die Zahl der

Querstränge betrifft, so haben wir eigentlich nur einen Strang, der aber in seinem unteren Abschnitte, wie Textfig. 6 zeigt, in zwei Portionen zerfällt, von denen die eine vordere *(vqs)* an der lateralen, die andere, hintere *(hqs)* mit dem ersten sich kreuzende an der medialen Wand der Beinscheibe inseriert. Der hintere Strang ist in unserer Figur nur punktiert angegeben.

Der oben geschilderten Art der Muskelbildung, sei es durch Transformation oder durch besondere Anlagen, müssen wir die schon erwähnte „freie Muskelbildung" gegenüberstellen. Unter diesem Namen verstehe ich die Entwickelung imaginaler Muskeln aus freien Mesodermzellen. Da diese Art der Muskelbildung schon zur Genüge aus den Arbeiten von Vaney und anderer Autoren bekannt ist, so gehe ich hier darauf nicht ein und beschränke mich auf das in der geschichtlichen Einleitung darüber Gesagte. Damit aber der Unterschied zwischen beiden Arten der Muskelbildung klar wird, gebe ich in Fig. 23 (Taf. 2) einige aus Mesodermzellen entstandene Primitivbündel wieder. Aus dieser Figur sehen wir, daß die kontraktile Substanz im Gegensatze zu den zuerst beschriebenen Muskeln hier auf der Peripherie ausgeschieden wird, während das Innere der Primitivbündel von dem Sarcoplasma und dessen zahlreichen Kernen eingenommen bleibt.

Was die Abdominalmuskeln betrifft, so gehen sie ohne besondere Veränderungen in die Imago über.

6. Der Schlundkopf.

Wie schon erwähnt, hat Becker die Mundteile von Stratiomydenlarven genau beschrieben; ich gehe daher nicht weiter darauf ein und beschränke mich nur auf die Besprechung des Baues und Mechanismus des Schlundkopfes. Vorher aber müssen wir den Begriff des Schlundkopfes scharf abgrenzen, denn wie wir gesehen haben, hat man vielfach unter diesem Namen verschiedene Gebilde zusammengefaßt, die gar nicht einheitlicher Art sind. Man spricht zum Beispiel von einem Schlundkopf bei den Muscidenlarven und versteht darunter den großen Hohlraum, welcher vorn mit einer breiten Oeffnung anfängt und nach hinten bis zum 2. Thoraxsegment reicht. Dieser Hohlraum ist aber nichts anderes als der eingestülpte vordere Teil des Kopfes, und der eigentliche Darmkanal fängt erst im Grunde dieser Einstülpung an (s. Fig. 527 in Korschelt-Heiders Lehrbuch). Deshalb ist bei Musciden die Bezeichnung Schlundkopf nicht nur unglücklich gewählt, sondern

morphologisch auch nicht begründet. Von einem Schlundkopfe kann man nur dann sprechen, wenn dieser im Bereiche des Vorderdarmes liegt und aus einem Abschnitte desselben hervorgeht.

Ein schönes Beispiel für einen solchen echten Schlundkopf geben uns die Stratiomyden. Daß man dieses in morphologischer und funktioneller Hinsicht höchst interessante Organ der Stratiomyden bis jetzt wenig berücksichtigt hat, hängt wohl mit den großen technischen Schwierigkeiten zusammen, die uns die Untersuchung des Schlundkopfes darbietet; er besteht nämlich zu seinem größten Teil aus hartem Chitin und hat sehr dicke Wandungen, die sich auch bei der vor der Häutung stehenden Larve schwer schneiden lassen. Eine Beschreibung des Schlundkopfes mit einer Abbildung, die einen Sagittalschnitt durch denselben darstellt, fand ich in Vaneys Dipterenarbeit; seine Angaben sind jedoch sehr kurz und geben uns nur eine allgemeine Vorstellung vom Organ, ohne die Einzelheiten seines höchst komplizierten Baues zu erklären. Auch Becker erwähnt in seiner Arbeit den Schlundkopf, ohne aber auf die Einzelheiten einzugehen; er studierte ihn an Totalpräparaten und gibt davon schöne Abbildungen, auf die ich verweise (Fig. 19 u. 20). Was meine eigenen Untersuchungen anbetrifft, so habe ich den Schlundkopf unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Totalpräparate hauptsächlich an Schnittserien studiert, beim Zeichnen der Abbildungen habe ich mich dabei bemüht, das mikroskopische Bild möglichst genau in den natürlichen Farben des Präparates (Hämatoxylin und Eosin) wiederzugeben. Dementsprechend ist in den Abbildungen Fig. 24—31 die Hypodermis blau, das harte, im Präparate gelblich-schwarz erscheinende Chitin schwarz und die weichen chitinigen Bandmassen schwach rosa gehalten. Nach diesen kurzen Vorbemerkungen können wir zur Beschreibung der einzelnen Teile des Schlundapparates übergehen.

Betrachtet man einen Querschnitt, welcher hinter den Mundteilen durchgeführt ist (Fig. 24, Taf. 3), so sieht man im Inneren der Kieferkapsel eine etwa U-förmige Rinne liegen, deren beide Schenkel *(lwkh)* oben mit der dorsalen Wand der Kieferkapseln zusammenhängen (in unserer Figur nur rechts). Der von ihnen begrenzte Hohlraum ist im unteren Teile der Rinne durch eine weiche Chitinmembran *(dn)* in zwei ungleich hohe Etagen geteilt: in eine obere, welche die dorsale Kopfhöhle *(dkh)* darstellt, und eine untere, welche den Pharynx bildet *(ph)*. Diese ist ventral und seitlich von 2 Chitinplatten *(vmp)* begrenzt, die mit den

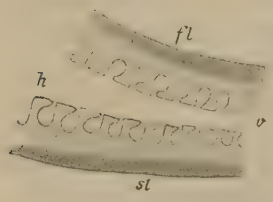
Schenkeln der Rinne lateralwärts zusammenhängen und median durch ein bogenförmiges Chitinstück miteinander verbunden sind. Von der dorsalen Wand der Kopfhöhle ziehen 8 Paar Muskeln *(sn)* nach unten und inserieren an der oberen Wand des Pharynx. Der in Fig. 30 (Taf. 3) abgebildete Frontalschnitt zeigt uns die Querschnitte von diesen Muskeln, sagittal sind sie in Fig. 28 getroffen. Die beiden Medianplatten verschmelzen weiter nach hinten untereinander und mit den Schenkeln der Rinne und bilden mit diesen eine einheitliche Rinne, die in den Figg. 26 u. 27 zu sehen ist *(vwsb)*. Die Schenkel der Rinne hängen nur vorn mit der dorsalen Kopfwand zusammen, weiter nach hinten lösen sie sich von derselben los und verlaufen, wie das schon in Fig. 24 angedeutet ist, in schräger Richtung nach unten. Der Schnitt der Fig. 25 ist etwas weiter nach hinten durchgeführt als Fig. 24; man sieht, daß die Schenkel der Rinne hier frei im Innern der Kieferkapsel liegen. Durch die Untersuchungen von Becker stellte sich, wie schon erwähnt, heraus, daß die Stratiomyslarven keine median gelegene Mundöffnung haben: die Mundhöhle ist durch Verwachsung der Ober- und Unterlippe verschlossen und die Nahrung wird durch zwei seitliche Spalten in den Pharynx eingesaugt. Der Pharynx stellt also einen Saugapparat dar, dessen Mechanismus mit Hilfe der eben erwähnten 8 Paar Muskeln in Funktion gesetzt wird. Durch Kontraktion derselben wird die Dorsalmembran des Pharynx, welche infolge ihrer weichen Beschaffenheit dem Zuge der Muskeln nachgeben kann, nach oben gezogen, wodurch der innere Pharynxraum vergrößert und in dieser Weise die Saugwirkung ausgeübt wird.

Aus dem Pharynx tritt die Nahrung in den Schlundkopf, welcher eine kugelige, von oben nach unten etwas abgeplattete Gestalt hat und sich bis zur Mitte des 1. Segments erstreckt. Er setzt sich aus einem vorderen resp. dorsalen und einem hinteren resp. ventralen Teile zusammen (Fig. 28 u. 30). Der erstere stellt ein kompaktes, kompliziert gebautes Chitinstück dar, welches ich der Einfachheit halber „Flügelbein“ nennen will, weil es die noch zu besprechenden Flügelfortsätze (Fig. 28 *ffz*) trägt. Der ventrale Teil des Schlundkopfes oder der „Schlundboden“ *(sb)* wird von den hinteren, erweiterten und in sich zusammenfließenden Wandungen der Rinne gebildet (Fig. 30 *hwsb*). Wie er mit dem Flügelbeine zusammenhängt, zeigen uns am besten die Querschnitte Fig. 26 u. 27. Betrachten wir zuerst den Querschnitt Fig. 26, welcher etwa durch die Mitte des Schlundkopfes durchgeführt ist.

In dieser Figur können wir eine äußere *(vwsb)* und eine innere *(bp)* Rinne unterscheiden. Diese letztere entspricht dem Flügelbein und besteht aus einer Basalplatte *(bp)*, die lateral in die seitlichen Chitinplatten *(lpfb)* übergeht, und einer auf der Basalplatte senkrecht stehenden Medianplatte *(mp)*, welche dorsal gegabelt erscheint. Das Flügelbein ist ventral, lateral und auch von hinten, wie das der Frontalschnitt Fig. 30 (Taf. 3) zeigt, von der äußeren Rinne umfaßt und mit derselben durch weiche, chitinige Bandmassen *(lbm)* verbunden. Die äußere Rinne oder der Schlundboden stellt die kontinuierliche Fortsetzung der Pharynxrinne dar (Fig. 30) und ist an seinen dorsalen Rändern, an der Ansatzstelle der Chitinbänder, wie das die Figg. 26 u. 27 zeigen, stark verdickt *(lv)*. Der Querschnitt Fig. 27, welcher etwas weiter nach hinten durchgeführt ist, zeigt im wesentlichen noch dieselben Verhältnisse; nur sind hier die seitlichen Chitinplatten des Flügelbeins *(lpfb)* dorsal nicht mehr frei, sondern fließen mit der Medianplatte zusammen. Die dadurch entstandenen seitlichen Hohlräume des Flügelbeins sind mit Epithel ausgekleidet *(hlh)* und münden, wie aus dem vorhergehenden Schnitt zu sehen ist, nach vorn dorsal durch zwei enge Längsspalten *(dolh)* nach außen. Ob der innere Raum dieser Höhlungen, welcher hier infolge des Abhebens der Epidermis vom Chitin mit Epithel vollständig ausgefüllt erscheint, irgendeine funktionelle Bedeutung hat, bleibt vorläufig noch dahingestellt. Die seitlichen Chitinplatten laufen schräg nach unten und kommen vorn, indem sie sich medialwärts umbiegen, wieder mit der Medianplatte in Verbindung (Fig. 30 *vrlh*). Sie begrenzen also den inneren Raum der lateralen Höhlungen auch vorn und hinten. In Fig. 26 ist die Medianplatte dorsal rinnenförmig vertieft; weiter nach vorn laufen nun die Ränder dieser Rinne in zwei ausgebreitete flügelartige Fortsätze aus, die eine wichtige funktionelle Bedeutung haben, indem sie als Ansatzstelle für die hinteren Kaumuskeln dienen. Die Flügelfortsätze sind auf dem in Fig. 31 abgebildeten Querschnitte fast in ihrer ganzen Ausdehnung quer getroffen. Ihre äußere Schicht *(ffz)* besteht aus weichem Chitin, welches innerlich von hartem Chitin *(fb)* gestützt wird. Wie Fig. 29 zeigt, ist das Flügelbein mit der dorsalen Pharynxwand durch eine verdünnte Partie des Chitins derselben verbunden *(vs)*. Diese stellt eine Art von Hautgelenk dar und ermöglicht die Bewegung des Flügelbeins nach vorn.

Der innere Raum des Schlundkopfes ist an seinem vorderen Teile, an der Eingangspforte, von weichem Chitin ausgekleidet

(Fig. 29 u. 31, Taf. 3), welches, wie die Querschnitte Fig. 26 u. 27 zeigen, weiter nach hinten mit den lateralen Bandmassen in kontinuierlichem Zusammenhange steht. Dorsal bildet es eine dünne Chitinmembran (Fig. 27 u. 28 *dbm*), die den oberen Schlundkopfraum von oben begrenzt und medialwärts in das Chitin des Oesophagus übergeht (Fig. 29). Die inneren Flächen des Schlundbodens und des Flügelbeins sind median mit starken feinbezahnten Chitinleisten bewaffnet, die sagittal auf den Figg. 28 u. 29 und frontal auf der Fig. 30 getroffen sind. Wie aber die letzte Figur zeigt, müssen wir außer diesen medianen Chitinleisten, die übrigens auch in Vaneys Tafelfigur 2 zu sehen sind, noch zwei laterale Reihen von häkchenförmigen Zähnchen unterscheiden, die deutlich nur auf den Frontalschnitten auftreten. Da sie bis jetzt unbekannt waren, so habe ich in der Textfig. 7 den lateralen Teil des Schlundkopfes stark vergrößert dargestellt. Aus dieser Figur können wir entnehmen, daß dieselben sich sowohl auf der inneren lateralen Fläche des Flügelbeins als auch auf derjenigen des Schlundkopfes finden. Sie haben eine Häkchenform und sind in entgegengesetztem Sinne gerichtet: diejenigen des Flügelbeins nach hinten und die des Schlundbodens nach vorn.



Textfig. 7. Frontalschnitt durch die laterale Partie des Schlundkopfes; Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0. *fl* Zahnfläche des Flügelbeins, *sl* dieselbe des Schlundbodens, *h* hinten, *v* vorn.

Schon aus dieser rein morphologischen Beschreibung kann man ersehen, daß wir es hier mit einem Kauapparate zu tun haben. Betrachtet man den Schlundkopf noch von der funktionellen Seite, so kommt man bald zur Ueberzeugung, daß derselbe einen höchst ausgebildeten Mechanismus besitzt, wie er bei keiner anderen Dipterenlarve vorkommt. Seine Kaufunktion wird durch 2 Paar große, mächtige Muskeln bewirkt, die das Flügelbein, dessen Verschiebbarkeit durch das Vorhandensein der lateralen Bandmassen ermöglicht wird, in der Querebene bewegen. Das hintere Muskelpaar nimmt von den Flügelfortsätzen der Medianplatte seinen Ursprung und zieht horizontal zu der unteren Fläche der Dorsalplatte, an welcher es inseriert (Fig. 28 *hkm*). Das untere Muskelpaar geht von der dorsalen Kopfwand schräg nach unten und setzt sich an der vorderen medialen Fläche des Flügelbeines an *(vkm)*. Seine Ansatzstelle ist in unserer Figur durch das Abheben der Hypodermis vom Chitin etwas nach vorn verschoben, in Wirklichkeit liegt sie natürlich dem letzteren dicht an.

Nach Vaney sind die beiden Muskelpaare Antagonisten: durch Kontraktion des hinteren Paares wird das Flügelbein nach hinten gegen den Schlundboden gepreßt, während es durch das vordere Paar wieder nach vorn zurückgezogen wird. Dieser Ansicht kann ich mich nicht völlig anschließen. Zwar sind die beiden Muskeln Antagonisten, durch ihre Kontraktion wird aber das Flügelbein nicht nur in Längs-, sondern auch in Querrichtung bewegt, indem durch das hintere Muskelpaar das Flügelbein nach hinten und oben, durch das vordere Paar dagegen nach vorn und unten gezogen wird. Die Bewegung des Flügelbeines geschieht also in einer schrägen Querebene, deren Richtung in Fig. 28 (Taf. 3) durch Pfeile angegeben ist. Den Kaumuskeln wirken die chitinigen Bandmassen entgegen, die infolge ihrer Elastizität das Flügelbein nach vorn zurückschlagen. Da nun bei der Kontraktion der Kaumuskeln die Zahnfläche des Flügelbeines in nähere Berührung mit der des Schlundbodens kommt und an dieser gerieben wird, so werden die zwischen ihnen befindlichen Nahrungspartikelchen zermahlen.

7. Zusammenfassung der wichtigsten Befunde.

Bei der Entwickelung des imaginalen Thorax kommt es bei Stratiomyden im Meso- und Metathorax zur Entwickelung besonderer dorsaler Hypodermisanlagen. Dieselben entstehen nach der Art aller anderen Thoracalscheiben als Wucherungen der Hypodermis, bilden im Verlaufe ihrer Entwickelung einen Peripodalraum und liefern bei der Metamorphose die imaginale dorsale Hypodermis der betreffenden Segmente.

Die thoracalen Imaginalscheiben entstehen als Wucherungen der Hypodermis. Auf ihren ersten Entwickelungsstufen stellen sie kleine kegelstumpfförmige Körper dar, mit basal gelegenen Kernen. Der letzte Umstand hat zur Folge, daß das Wachstum der Anlage hauptsächlich in ihrem Basalteil vor sich geht, wodurch die Anlage eine brotlaibförmige Gestalt annimmt. Zu einer Einsenkung der Imaginalscheibe unter die Hypodermis, wie es bei Corethra oder Eristalis der Fall ist, und wodurch ein Peripodalraum entsteht, kommt es bei Stratiomyden nicht; indem aber die Zone, in der imaginales Gewebe und die dieses umgebende Hypodermis zusammenstoßen, sich nach außen umbiegt, entsteht über der Anlage ein Umschlagsrand, durch welchen ein basal von der äußeren Fläche der Imaginalscheibe begrenzter Raum gebildet wird. Dieser

Raum entspricht dem Peripodalraum anderer Dipteren. Im Gegensatze zu dem primären Peripodalraum der Musciden oder Tipuliden, bei denen zuerst der Peripodalraum und dann erst die eigentliche Anlage gebildet wird, können wir den Peripodalraum der Stratiomyden als sekundären bezeichnen, da bei ihnen der Entstehung des Peripodalraumes die Bildung der eigentlichen mehrschichtigen Anlage vorangeht..

Die zwei Besonderheiten der Stratiomydenentwickelung: die thoracalen Hypodermisanlagen und die sekundäre Bildung des Peripodalraumes sind bisher bei anderen Dipteren nicht beobachtet. Die Antwort auf die Frage, wodurch diese Besonderheiten bedingt sind und ob die Stratiomyden in dieser Hinsicht vereinzelt dastehen, kann nur eine weitgehende, dahinzielende vergleichende Untersuchung anderer Dipterengattungen geben. In dieser Richtung zu arbeiten ist mein nächstes Ziel.

Die Lage der Bein- und Flügelanlagen ist gekennzeichnet durch Tracheenendzellen und durch Tastborsten, die, in kleinen Gruppen vereinigt, bei den Beinscheiben medial, bei den Flügelanlagen oberhalb von der imaginalen Zellmasse stehen. In jeder Gruppe finden sich 2—3 Borsten, die mit dem Chitin in gelenkiger Verbindung stehen. Darunter liegt eine kolbenförmige Gruppe von Matrixzellen und Sinneszellen.

Bei der Entwickelung des Imagokopfes kommt es zur Anlage einer Kopffalte, die von der ventralen Fläche der Hypodermistasche der Dorsalplatte ausgeht und sich nach hinten in zwei Säckchen — Augenhöhlen — gliedert. Diese reichen bis zum Gehirn, mit dem sie mit ihren basalen, stark verdickten Enden — den Augenanlagen — durch die Anlage des Nervus opticus in Verbindung stehen. In der Kopffalte kommt außer den Augen nur noch ein Teil der Kopfhypodermis zur Entwickelung, die Rüssel- und Antennenanlagen dagegen entstehen außerhalb der Kopffalte, nach der Art der Extremitätenbildung bei Corethra. Bei der Verpuppung verschmilzt die Kopffalte mit der Hypodermistasche der Dorsalplatte, die bei der starken Verkürzung des Körpers aus der Tasche heraustritt. Dadurch entsteht ein einheitlicher, in seinem hinteren Teile in die Augenhöhlen übergehender Sack, dessen vordere Partie bei der Verkürzung des Körpers höchst wahrscheinlich auf die Außenfläche desselben übergeht. Bei der Metamorphose legt sich die ventrale Wand der Augenhöhlen infolge der starken Wucherung ihrer Zellen in zwei Falten, die sich auf die ventrale Wand der Kopffalte und die

mit der letzteren in kontinuierlichem Zusammenhange stehende dorsale Kopfhypodermis ausbreiten und bis zur Antennenbasis reichen. Dadurch entstehen an der dorsalen Kopffläche 2 Paar Furchen mit stark verdickten Wandungen.

Wie bei Corethra setzt bei Stratiomyden die Bildung der Thoracalmuskeln schon in der Larve ein. Ihre Anlagen finden sich in erwachsenen Larven als dicke Quer- und Längsstränge, die in ihrem Inneren zahlreiche kleine Kerne führen. Trotz des Umstandes, daß die Quer- und Längsstränge beide zur Bildung der imaginalen Thoracalmuskeln dienen, sind sie verschiedenen Ursprunges, denn während die Längsstränge durch eine Umbildung aus normalen larvalen Längsmuskeln hervorgehen, stellen die Querstränge besondere, sich schon embryonal anlegende Anlagen dar.

Die Längsstränge entstehen aus den larvalen Muskeln (Transformationsmuskeln) in der Weise, daß die Myoblasten der letzteren unter vielfacher Teilung ihrer Kerne und starker Zunahme ihres Sarcoplasmas allmählich die larvale kontraktile Substanz verdrängen, die von ihnen resorbiert wird. Eine Anzahl der aus der Teilung der großen Myoblastenkerne hervorgegangenen kleinen Kerne geht nachträglich zugrunde, was sich höchst wahrscheinlich daraus erklärt, daß ihre Zahl viel größer ist, als es für ihre Rolle bei der Neubildung der neuen Muskelsubstanz notwendig ist. Die letztere tritt in Form kleiner Inselchen in der durch Vermehrung ihrer Elemente stark verdickten Myoblastenmasse auf und wird mit jedem Stadium größer. Schließlich zerfällt der Längsstrang entsprechend der Zahl der in ihm aufgetretenen Bildungszentren der neuen Muskelsubstanz in mehrere Stränge, die sich im Laufe der Weiterentwickelung zu den definitiven imaginalen Muskeln gestalten.

Die Querstränge erscheinen zuerst als feine plasmatische Fäden, die in ihrer homogenen Grundsubstanz einige große Kerne führen. Durch Teilung der letzteren bildet sich der Querstrang zu einem mit vielen kleinen Kernen versehenen Plasmastrang aus. Von diesem Stadium an verläuft die Entwickelung genau so wie bei den Längssträngen: d. h. sie erfahren ein starkes Dickenwachstum, bilden in ihrem Inneren mehrere Bildungszentren von kontraktiler Substanz etc. Die Veränderungen, die in den Querströngen vor sich gehen, können wir gegenüber der Metamorphose der Längsstränge als einen Ausbildungsprozeß ansehen.

Der zu einem Kauapparat umgewandelte Schlundkopf der Stratiomyden stellt einen echten, d. h. im Bereiche des Vorder-

darms liegenden Schlundkopf dar und setzt sich aus einem ventralen resp. hinteren halbkugeligen Teile — dem Schlundboden und einem von diesem eingefaßten oberen resp. vorderen Teile — dem Flügelbein — zusammen. Das letztere stellt ein höchst kompliziert gebautes Chitinstück dar und trägt in seiner oberen Partie die Flügelfortsätze, die als Ansatzstelle für das zwischen ihnen und der unteren Fläche der Dorsalplatte ausgespannte, hintere Kaumuskelpaar dienen. Ein anderes Paar von Kaumuskeln nimmt seinen Ursprung am vorderen unteren Rande des Flügelbeines und inseriert an der dorsalen Kopfwand. Die Verschiebbarkeit des Flügelbeines wird durch das Vorhandensein chitiniger Bandmassen ermöglicht, die die beiden Bestandteile des Schlundkopfes miteinander verbinden. Die inneren Flächen des Schlundbodens und des Flügelbeines tragen median fein bezahnte Chitinleisten und lateral häkchenförmige Zähnchen. Durch Kontraktion der Kaumuskeln wird das Flügelbein gegen den Schlundboden gepreßt und in der Querebene bewegt, wobei seine Zahnfläche an der des Schlundbodens gerieben wird. Den Kaumuskeln wirken die chitinigen Bandmassen entgegen, die infolge ihrer Elastizität das Flügelbein wieder zurückschlagen.

Zum Schluß sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Weismann, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Arbeit und für das wohlwollende Interesse, mit dem er den Fortgang meiner Untersuchungen verfolgte. Den Assistenten des Zoologischen Instituts, den Herren Privatdozenten Dr. Schleip und Dr. Kühn, bin ich zu herzlichem Dank verpflichtet für die liebenswürdige Förderung, die sie meiner Arbeit durch schätzenswerte Ratschläge dauernd haben zuteil werden lassen. Aufrichtige Erkenntlichkeit schulde ich fernerhin Herrn Dr. Kühn und meinem Kollegen Herrn von Voss, die die zeitraubende Korrektur der Druckbogen meiner Arbeit in höchst liebenswürdiger Weise übernahmen.

Nachschrift.

Nachdem diese Untersuchung bereits abgeschlossen vorlag, bekam ich Kenntnis von der gerade erschienenen ausführlichen Arbeit von Pérez (Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides in: Archives de Zoologie expérimentale, T. IV, No. 1, 1910, II). Da eine nähere Besprechung seiner höchst interessanten Angaben hier nicht mehr am Platze sein kann, behalte ich mir dieselbe für meine nächste größere Arbeit über die Muskelmetamorphose der Insekten vor. Vorläufig sei nur kurz bemerkt, daß er bezüglich der Muskelmetamorphose lediglich eine erweiterte Darstellung seiner bereits in der vorläufigen Mitteilung gegebenen Befunde bringt, die ich schon oben besprochen habe.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen für Fig. 1—23.

aan Augenanlage
ah Augenhöhle
ach altes Chitin
brsb Borstenbasis
bor Borste
bsm Basalmembran
ch Chitin
dk degenerierte Kerne
hlm Hüllmembran
hs Halsteil der Matrixzelle
hyp Hypodermis
hypk Hypodermiszellkern
imgs Imaginalscheibe
imgk Imaginalscheibenkern
imk imaginale Myoblastenkerne
iks imaginale kontraktile Substanz
kfl Kopffalte
ks kontraktile Substanz
lks larvale kontraktile Substanz
lmk larvaler Muskelkern
mesz, *mesz*$_1$ Mesodermzellen
mxk Matrixzellkern
n, *n*$_1$ Nerv
nch neues Chitin
plm Plasmamasse
pls Plasmastränge
prdr Peripodalraum
prpm Peripodalmembran
slm Sarcolemm
spl Sarcoplasma
szk Sinneszellkern
trw Tracheenwand
trnz Tracheenendzelle

Tafel 1.

Fig. 1. Querschnitt durch eine junge mesothoracale Hypodermisanlage. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 2. Querschnitt durch eine etwas ältere mesothoracale Hypodermisanlage. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 3. Querschnitt durch die Hypodermisanlage einer erwachsenen Larve. Komp.-Ok. 2, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 4. Querschnitt durch die rechte mesothoracale Beinanlage. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 5a und 5b. Zwei aufeinanderfolgende Frontalschnitte durch eine Borstenmatrixzelle. Das Chitin und die Borste nicht mitgezeichnet. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 6. Querschnitt durch die rechte metathoracale Beinanlage. Die Umrisse der Borsten punktiert angegeben. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 7 und 8. Querschnitte durch die rechte metathoracale Bein- (7) und Schwingeranlage (8). Das alte Chitin (*ach* Fig. 8) in Fig. 7 nicht mitgezeichnet. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 9. Querschnitt durch die linke mesothoracale Beinanlage. Das Chitin nicht mitgezeichnet. Komp.-Ok. 4, Oel.-Imm. 3,0.

Tafel 2.

Fig. 10. Querschnitt durch die linke mesothoracale Flügelanlage. Das Chitin nicht mitgezeichnet. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 11. Frontalschnitt durch die rechte Augenanlage. *hlm* Hüllmembran (ventrale Kopffaltenwand). Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 12. Ein etwas schräger Querschnitt durch die Augenanlagen einer erwachsenen Larve. *N.op* Nervus opticus. Komp.-Ok. 4, Obj. 16.

Fig. 13. Querschnitt durch einen normalen Larvalmuskel aus der Gegend der dorsalen Längsmuskelreihe. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 14. Querschnitt durch eine Transformationsmuskelportion. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 15. Querschnitt durch einen Transformationsmuskel. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 16. Querschnitt durch einen Transformationsmuskel. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 17. Querschnitt durch eine Transformationsmuskelportion. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 18. Querschnitt durch den rechten medialen Transformationsmuskel einer jungen Larve. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 19. Der linke, mediale, in Textfig. 5 mit *t* bezeichnete Transformationsmuskel bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 20. Querschnitt durch den rechten medialen Transformationsmuskel einer jungen Puppe. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 21. Querschnitt durch einen vollständig transformierten Muskel mit 4 degenerierten Kernen. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 22 a und 22 b. Der obere (22 b) und untere (22 a) Teil des in Textfig. 6 dargestellten Querstranges bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 23. Längsschnitt durch drei aus freien Mesodermzellen entstandene Primitivbündel von einer älteren Puppe. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Allgemeine Bezeichnungen für Fig. 24—31.

Schwarz hartes Chitin, rot weiches Chitin, blau Hypodermis.

ag Auge
bp Basalplatte
dbm dorsale Bandmasse
dkh dorsale Kopfhöhle
dkw dorsale Kopfwand
dm Dorsalmembran
dolh dorsale Oeffnung der Lateralhöhle
dp Dorsalplatte
fb Flügelbein
ffx Flügelfortsätze
hlh Hypodermis der Lateralhöhle
hkm hinterer Kaumuskel
hwsb hintere Wand des Schlundbodens
kim Kiefermuskel
lbm laterale Bandmasse
lh Lateralhöhle
lpfb Lateralplatte des Flügelbeins

lwkh laterale Kopfhöhlenwand
lwp laterale Pharynxwand
lwsb Lateralwand des Schlundbodens
lv laterale Verdickungen des Schlundbodens
lxr laterale Zahnreihe
mp Medianplatte
ph Pharynx
sm Saugmuskel
sb Schlundboden
vmp ventrale Medianplatte
vkh ventrale Kopfhöhle
vkm vorderer Kaumuskel
vrlh vorderer Rand der Lateralhöhle
vwp ventrale Pharynxwand
vwsb ventrale Wand des Schlundbodens
xl Zahnleiste

Tafel 3.

Fig. 24, 25, 26 und 27. Querschnitt durch vier verschiedene Regionen der Kieferkapsel einer jungen Larve. In Fig. 26 und 27, die sich auf den Schlundkopf beziehen, das äußere Chitin nicht mitgezeichnet. Die beiden ersten Figuren einer etwas jüngeren Larve entnommen als Fig. 26 und 27. Komp.-Ok. 6, Obj. 16.

Fig. 28 und 29. Zwei Längsschnitte durch die Kieferkapsel und das erste Thoraxsegment einer jungen Larve. Fig. 29 fast median. In beiden Figuren die Mundteile fortgelassen. Komp.-Ok. 4, Obj. 16.

Fig. 30. Frontalschnitt durch die Kieferkapsel und das erste Thoraxsegment einer jungen Larve. * Ansatzstelle der vorderen Kaumuskeln, das Chitin der Ansatzstelle nicht getroffen. Komp.-Ok. 4, Obj. 16.

Fig. 31. Querschnitt durch das erste Thoraxsegment einer jungen Larve. Komp.-Ok. 6, Obj. 16.

Literaturverzeichnis.

Becker, 1910. Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Jahrb., Abt. für Anat. und Ontog., Bd. XXIX, Heft 2.

Brauer, 1883. Die Zweiflügler des Kais. Museums zu Wien. In: Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien.

Cholodkowsky, 1889. Studien zur Entwickelungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVIII.

Ganin, 1876. Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwickelungsgeschichte der Insekten. In: Protokolle der Sitzungen der Sektion für die Zoologie und vergleichende Anatomie der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte in Warschau, Sept. 1876. Mitgeteilt von Hoyer.

Graber, 1887. Die Insekten.

Holmgren, Nils, 1904. Zur Morphologie des Insektenkopfes. In: Zool. Anz., Bd. XXVII, p. 343—355.

Karawaiew, 1898. Die nachembryonale Entwickelung von Lasius flavus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIV.

—, 1897. Vorläufige Mitteilung über die innere Metamorphose bei Ameisen. Zool. Anz., No. 543.

Kolbe, 1893. Einführung in die Kenntnis der Insekten.

Korotneff, 1892. Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Centralbl., Bd. XII.

Kowalewsky, A., 1887. Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLV.

Krancher, 1881. Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV.

Leydig, 1860. Ueber Kalkablagerungen in der Haut der Insekten. In: Arch. f. Naturgesch., Bd. XXVI.

Miall and Hammond, 1892. The development of the head of the imago of Chironomus. In: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. V.

Pérez, Charles, 1907. Histogénèse des muscles alaires chez les Muscides. (Réunion biol. Bordeaux.) C. R. Soc. Biol. Paris, T. LXIII, p. 706—708.

Plotnikow, 1904. Ueber die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI.

Rath, Otto vom, 1885. Ueber die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI.

—, 1896. Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI.

Rees, J. van, 1888. Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog., Bd. III.

Schuckmann, von, 1909. Ueber die Einwirkung niederer Temperaturen auf den Fortgang der inneren Metamorphose bei der Puppe von Vanessa urticae. Arch. f. Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. XXVII, Heft 4.

Stange, Paul, 1907. Ueber die Rückbildung der Flügel und Halterenscheiben bei Melophagus ovinus. Zool. Jahrb, Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. XXIV.

Swammerdam, 1752. Bibel der Natur. Leipzig 1752.

Wahl, Bruno, 1899. Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax L. In: Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XII.

—, 1901. Ueber die Entwickelung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXX.

Weismann, 1863. Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in Larve und Puppe.

—, 1864. Die Entwickelung der Dipteren.

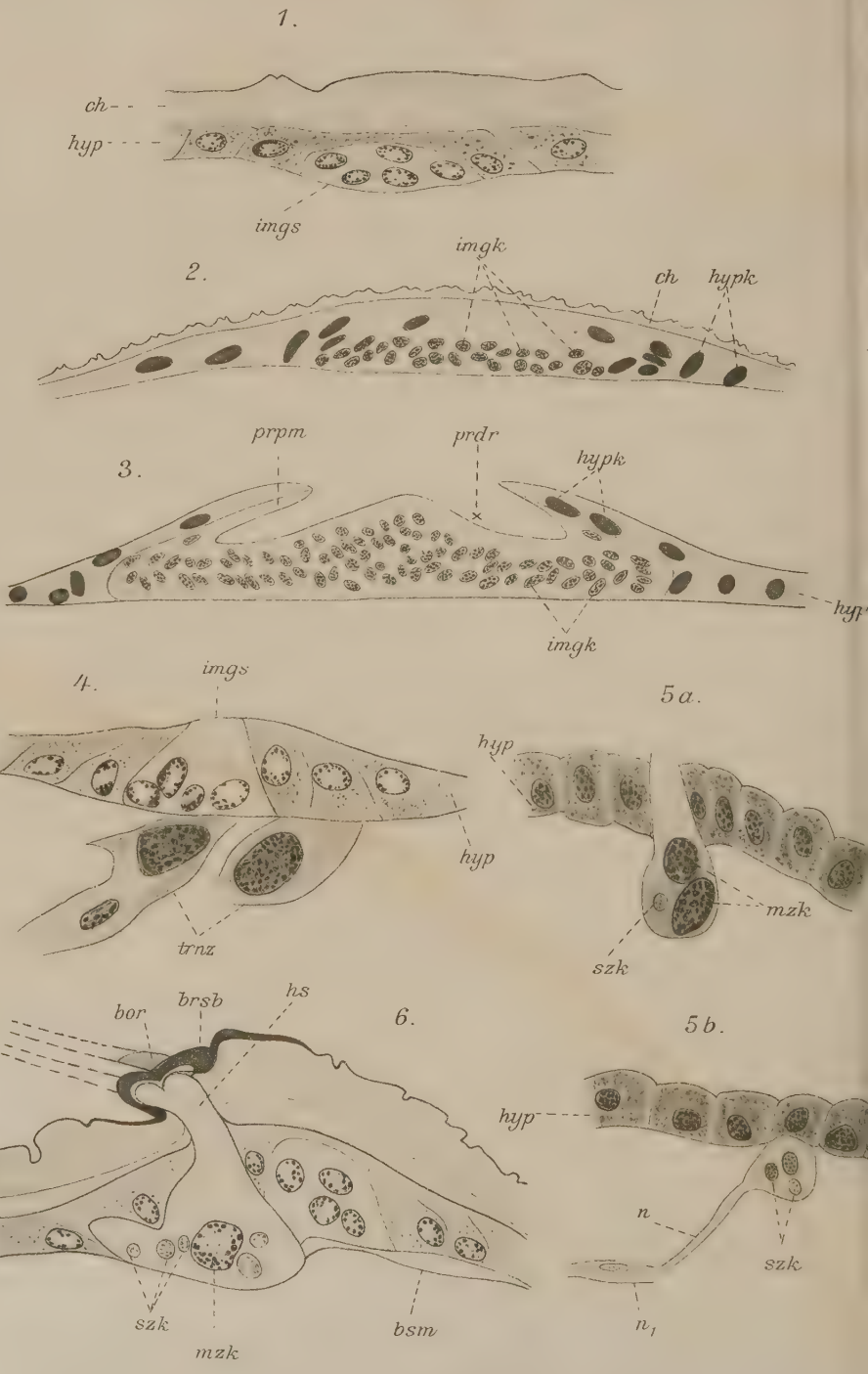
—, 1864. Die nachembryonale Entwickelung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV.

—, 1866. Die Metamorphose der Corethra plumicornis.

Wistinghausen, 1890. Tracheenendigungen der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIX.

Vaney, C., 1902. Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Thèse. Lyon, A. Rey.

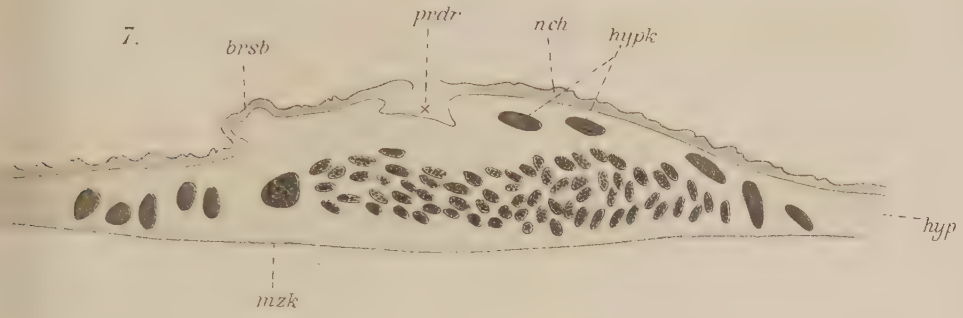
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



Jusbaschjanz.

Verlag v

7.

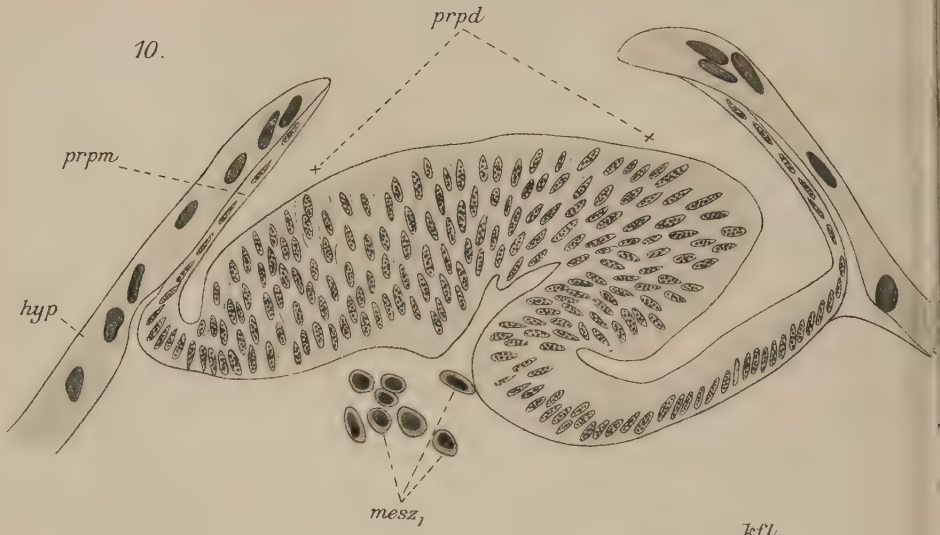


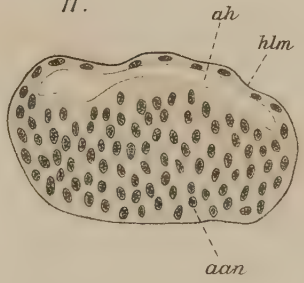
8.

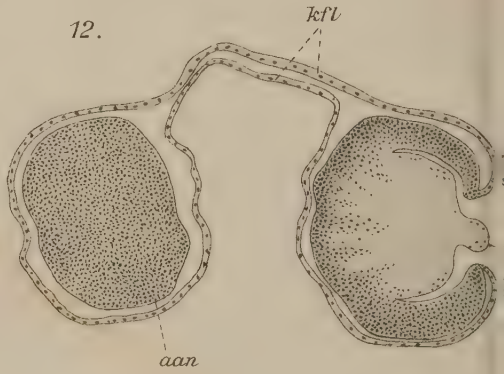
9.

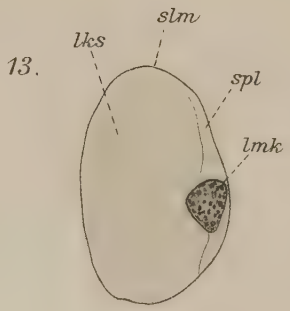
cher in Jena.

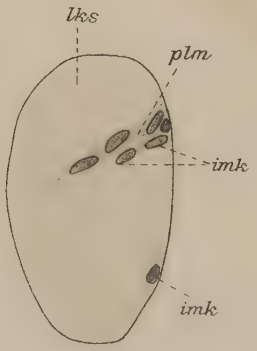
P. Weise, Lith., Jena.

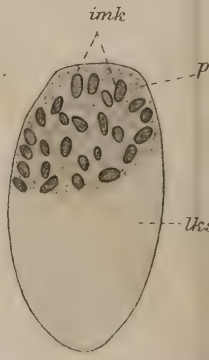

10.
prpd
prpm
hyp
mesz,


11.
ah
hlm
aan

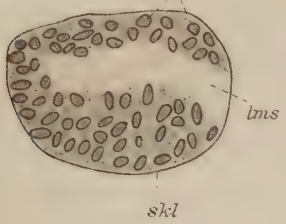

12.
kfl
aan


13.
lks
slm
spl
lmk

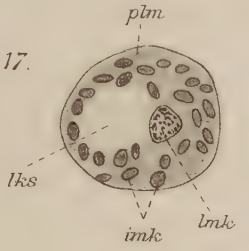

14.
lks
plm
imk
imk


15.
imk

16.

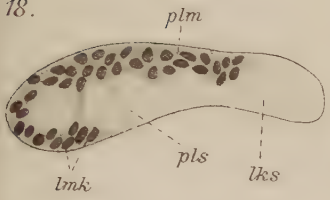


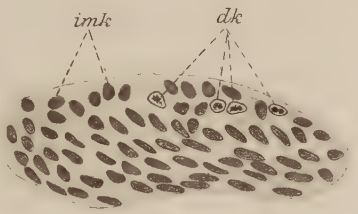
17.



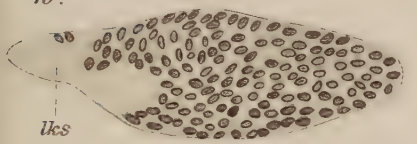
22b.

18.





19.

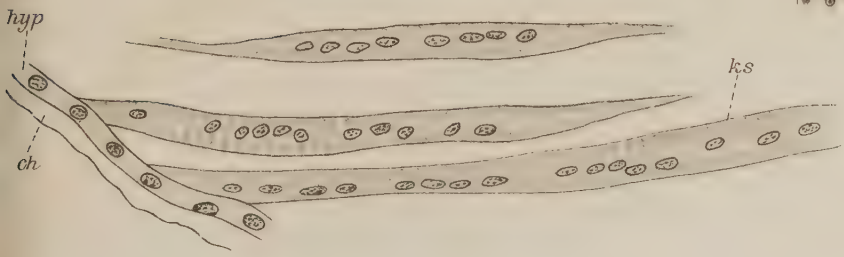


21.

22a.

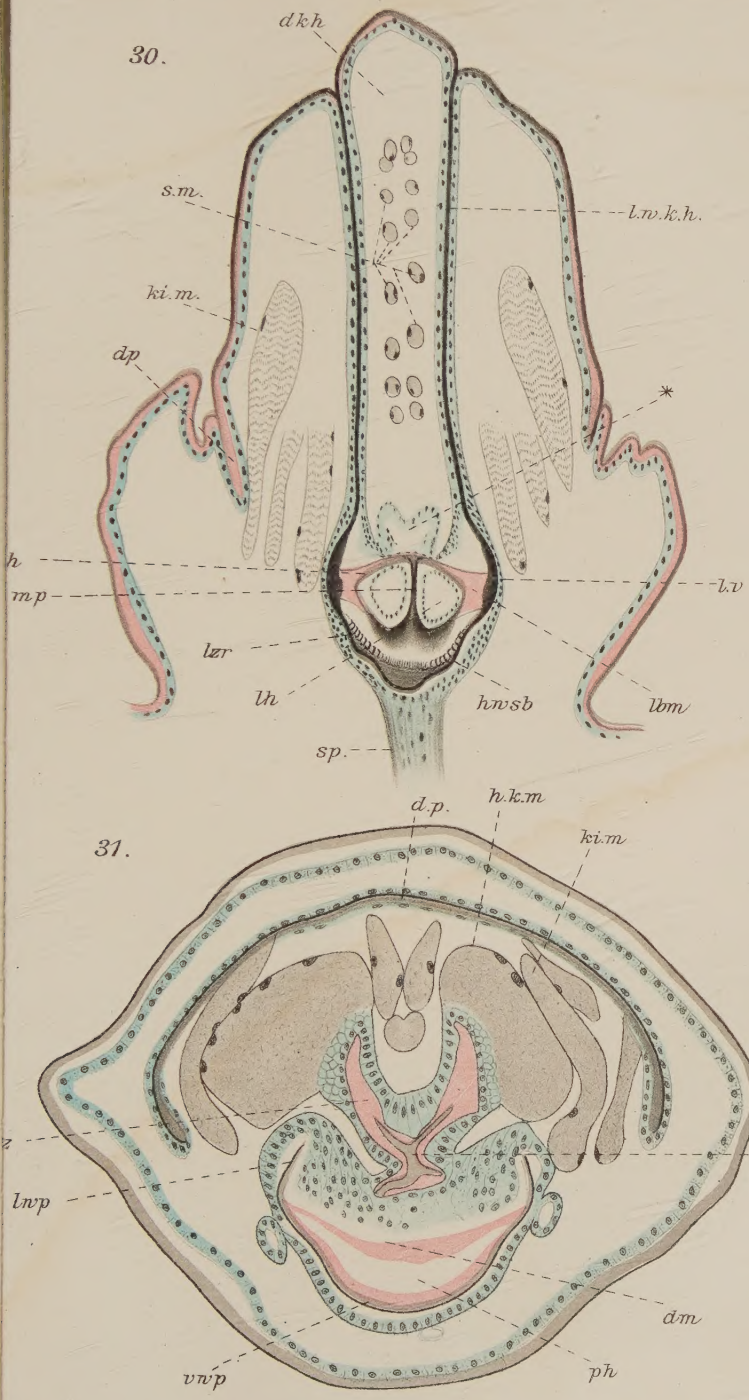
20.

23.



P. Weise, Lith., Jena.

rer in Jena.



P. Weise, Lith., Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.